

**TAXONOMISCH - GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN  
ZUR DIFFERENZIERUNG DER  
EUROPÄISCHEN LÄRCHE (LARIX DECIDUA MILL.)**

**JOSEF MAIER**

**1989**

Disbui. München

1989







**TAXONOMISCH-GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR DIFFERENZIERUNG DER  
EUROPÄISCHEN LÄRCH (LARIX DECIDUA MILL.)**

**Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
der Forstwissenschaftlichen Fakultät  
der Ludwig-Maximilians Universität  
München**

**vorgelegt von  
Josef Maier  
1989**

1. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Schütt
  2. Berichterstatter: Prof. Dr. A. v. Schönborn
- Tag der mündl. Prüfung: 17.07.1989

## Inhaltsverzeichnis

|                                                                   | Seite    |
|-------------------------------------------------------------------|----------|
| <b>1. Einleitung</b>                                              | <b>1</b> |
| 1.1 Das natürliche Areal der Lärche                               | 1        |
| 1.2 Stand des Wissens und Problemstellung                         | 3        |
| 1.3 Zielsetzung                                                   | 6        |
| <b>2. Material und Methoden</b>                                   | <b>8</b> |
| 2.1 Untersuchungen zur Stomata-Verteilung                         | 8        |
| 2.1.1 Material                                                    | 8        |
| 2.1.2 Ermittlung von Stomata-Verteilungen                         | 10       |
| 2.2 Isoenzymanalysen                                              | 13       |
| 2.2.1 Einführung                                                  | 13       |
| 2.2.1.1 Isoenzyme - Definitionen und Nachweis                     | 13       |
| 2.2.1.2 Bedeutung der Isoenzyme für Genetik und Systematik        | 14       |
| 2.2.1.3 Bedeutung des Gymnospermenendosperms für Isoenzymanalysen | 14       |
| 2.2.1.4 Genetische Analyse der Isoenzymvariation                  | 15       |
| 2.2.2 Material                                                    | 15       |
| 2.2.3 Methoden                                                    | 18       |
| 2.2.3.1 Untersuchte Enzymsysteme                                  | 18       |
| 2.2.3.2 Stichprobengröße bei Einzelbaumproben                     | 18       |
| 2.2.3.3 Elektrophorese                                            | 19       |
| 2.2.3.3.1 Zubereitung des Stärkegels                              | 19       |
| 2.2.3.3.2 Extraktion der Isoenzyme                                | 19       |
| 2.2.3.3.3 Elektrophoreselauf                                      | 20       |
| 2.2.3.3.4 Anfärbung und Dokumentation der Gele                    | 20       |
| 2.2.3.4 Genetische Analyse                                        | 21       |
| 2.3 Monoterpenanalysen                                            | 24       |
| 2.3.1 Material                                                    | 24       |
| 2.3.2 Methoden                                                    | 24       |
| 2.3.2.1 Anzucht der Sämlinge                                      | 24       |
| 2.3.2.2 Vorbereiten der Proben                                    | 25       |
| 2.3.2.3 Untersuchungsbedingungen                                  | 26       |
| 2.3.2.4 Identifikation der Komponenten                            | 26       |
| 2.4 Statistische Verfahren                                        | 27       |
| 2.4.1 Univariate Statistik                                        | 27       |
| 2.4.1.1 U-Test                                                    | 27       |
| 2.4.1.2 Varianzanalyse                                            | 27       |
| 2.4.1.3 Regressionsanalyse                                        | 27       |
| 2.4.2 Multivariate Statistik                                      | 27       |
| 2.4.2.1 Clusteranalyse                                            | 28       |
| 2.4.2.2 Diskriminanzanalyse                                       | 29       |
| 2.4.3 Voraussetzungen der Analysen                                | 29       |
| 2.4.4 Verwendete Programme                                        | 30       |

|                                                                                                     |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>3. Ergebnisse</b>                                                                                | <b>31</b> |
| <b>3.1 Untersuchungen zur Stomata-Verteilung</b>                                                    | <b>31</b> |
| 3.1.1 Relative Stomatareihenlängen verschiedener Provenienzen am gleichen Standort                  | 31        |
| 3.1.2 Relative Stomatareihenlängen gleicher Provenienzen an verschiedenen Standorten                | 31        |
| 3.1.3 Relative Stomatareihenlängen autochthoner alpiner Provenienzen                                | 35        |
| 3.1.4 Regression zwischen der Höhenlage einer Provenienz und mittlerer relativer Stomatareihenlänge | 36        |
| 3.1.5 Zusammenfassung                                                                               | 38        |
| <b>3.2 Isoenzymanalysen</b>                                                                         | <b>39</b> |
| 3.2.1 Genetische Analyse                                                                            | 39        |
| 3.2.1.1 Glutamat- (GDH) und Isozitatdehydrogenase (IDH)                                             | 39        |
| 3.2.1.2 Glucose-6-Phosphatdehydrogenase (G6PDH)                                                     | 40        |
| 3.2.1.3 6-Phosphogluconatgehydrogenase (6PGDH)                                                      | 40        |
| 3.2.1.4 Shikimatdehydrogenase (SKDH)                                                                | 41        |
| 3.2.1.5 Malatdehydrogenase (MDH)                                                                    | 41        |
| 3.2.2 Allelhäufigkeiten von Provenienzen                                                            | 44        |
| 3.2.3 Multivariate Statistik                                                                        | 44        |
| 3.2.3.1 Clusteranalyse                                                                              | 44        |
| 3.2.3.2 Diskriminanzanalyse                                                                         | 47        |
| 3.2.3.2.1 Zwei Gruppen                                                                              | 47        |
| 3.2.3.2.2 Zwölf Gruppen                                                                             | 50        |
| 3.2.4 Quantifizierung genetischer Variation                                                         | 50        |
| 3.2.4.1 Genetische Distanz                                                                          | 51        |
| 3.2.4.2 Genetische Diversität                                                                       | 53        |
| 3.2.5 Zusammenfassung                                                                               | 54        |
| <b>3.3 Monoterpenanalysen</b>                                                                       | <b>55</b> |
| 3.3.1 Identifizierte Komponenten                                                                    | 55        |
| 3.3.2 Relative Häufigkeit der Komponenten                                                           | 56        |
| 3.3.3 Clusteranalyse                                                                                | 56        |
| 3.3.4 Univariate Varianzanalyse                                                                     | 57        |
| 3.3.5 Zusammenfassung                                                                               | 59        |
| <b>4. Diskussion</b>                                                                                | <b>60</b> |
| <b>5. Zusammenfassung</b>                                                                           | <b>70</b> |
| <b>6. Literaturverzeichnis</b>                                                                      | <b>72</b> |

## Anhang

## 1. Einleitung

Die forstliche Provenienzforschung nahm ihren Anfang mit einem Kiefernherkunftsversuch, den de VILMORIN 1821 in Frankreich anlegte (ROHMEDER, 1972). Erste planmäßige Versuche mit Lärchen sudetischer und Tiroler Provenienz betrieb CIESLAR Ende des 19. Jahrhunderts im Wienerwald (CIESLAR, 1899). Das Interesse an *Larix decidua* nahm so stark zu, daß KÖSTLER im Jahre 1954 konstatierte, die Lärche sei diejenige Baumart, welcher in den letzten 50 Jahren in der deutschsprachigen Literatur die meisten wissenschaftlichen Untersuchungen gewidmet worden sei. Inzwischen weiß man, daß die Rassenfrage bei der Lärche trotz ihres vergleichsweise kleinen Areals von großer wirtschaftlicher Bedeutung ist.

### 1.1 Das natürliche Areal der Lärche

Die Lärche besiedelt ein Verbreitungsgebiet, das aus vier disjunkten, hinsichtlich Topographie und Ausdehnung sehr verschiedenen Teilarealen besteht (Abb. 1). Das Areal der Alpenlärche, flächenmäßig mit Abstand am größten, erstreckt sich von den französischen Südalpen nahe Nizza über den gesamten Alpenbogen bis zu dessen östlichen Ausläufern im Wienerwald (TSCHERMAK, 1932). Dabei sinkt die untere Grenze der Höhenverbreitung von 1200 auf 300m ab. Die höchsten Lagen erreicht die Lärche im Engadin bei 2400m (TSCHERMAK, 1935). Außerdem ändert sich von West nach Ost der Charakter der Lärchenbestockung von reinen Lärchen- oder Zirben-Lärchen-Beständen der subalpinen Stufe hin zu collinen Mischbeständen mit Fichte, Tanne und Buche (RUBNER, 1934).

Weiter im Osten befindet sich im schlesisch-mährischen Gesenke östlich des Altvatergebirges das Gebiet der Sudetenlärche. In diesem kleinsten aller Teilareale behauptet sich die Lärche zwischen 350 und 650m, zusammen mit Buche, Fichte und Tanne. Größere Lärchenreinbestände existieren dort nicht. (HERRMANN, 1933; RUBNER, 1943).

Noch weiter östlich in der Slowakei stockt die Tatalärche auf den Gebirgszügen der Hohen- und Niederen-, der Liptauer- und Belauer-Tatra, der Großen und Kleinen Fatra, sowie am Nordrand des slowakischen Erzgebirges in Höhen zwischen 800 und 1500m. An der

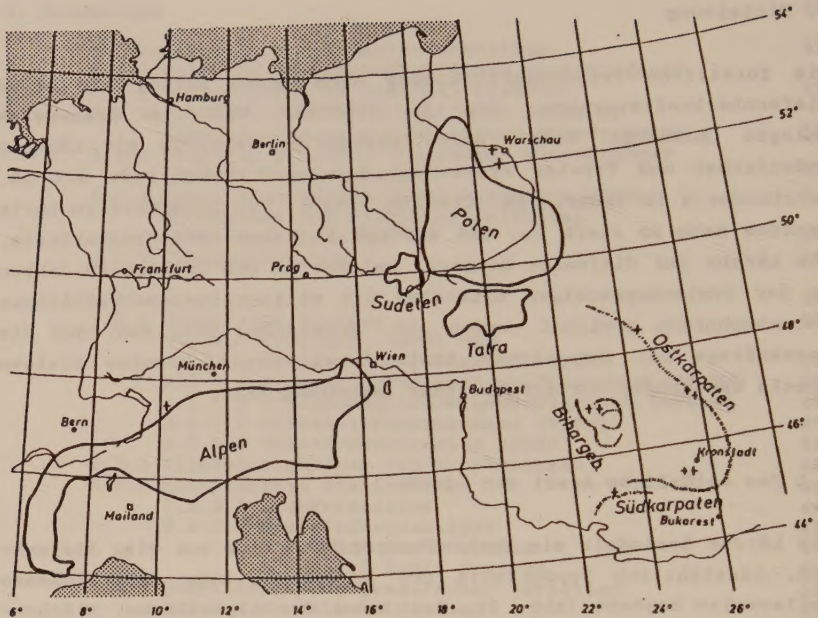


Abb. 1: Das natürliche Areal der europäischen Lärche (verändert nach SCHOBER, 1985).

Waldgrenze findet man sie in Gesellschaft von Fichte, Arve und Latsche, in tieferen Lagen mit Buche, Ahorn und Mehlbeere (RUBNER, 1951; SIMAK, 1958). Das Areal der Tatalärche ist in sich fest geschlossen, nur im Norden löst es sich in wenige Einzelvorkommen auf.

Hier fällt eine Abgrenzung gegen die Polenlärche schwer (RUBNER 1939). Diese dehnt sich zwar in weiten Teilen Polens bis in die Gegend nordwestlich von Warschau aus. Heute sind jedoch nur noch vereinzelte, weit verstreute, kleinere Bestände in Höhenlagen zwischen 150 und 500m vorhanden (RUBNER 1952). Die wichtigsten befinden sich im Gebiet der Lysa Gora (ca. 300m Höhe) und bei Mala Wies (ca. 180m Höhe) südlich von Warschau (MAUVE 1932, CIESLAR, 1904).

Auch die in Rumänien vorkommenden, relativ kleinen, unbedeutenden Restvorkommen der Lärche sind nach BORATYNSKI (1986) der Polenlärche zuzuordnen.

Alle vier Vorkommen werden häufig als Rassen bezeichnet, die wiederum aus mehreren Provenienzen oder Populationen bestehen. Aus Gründen der sprachlichen Vereinfachung werden diese zwei Begriffe im folgenden synonym verwendet, obwohl dieses Vorgehen streng genommen unkorrekt ist, da ein geographischer Begriff mit einem biologischen gleichgesetzt wird.

## 1.2 Stand des Wissens und Problemstellung

In Deutschland wurde die Lärche ab der Mitte des 18. Jahrhunderts aufgrund einer befürchteten Holznot - die Wälder waren durch Waldweide und andere Nutzungen stark devastiert - wegen ihrer Schnelligkeit und hervorragenden Holzqualität in großem Umfang außerhalb des natürlichen Areals angebaut (MAYER, 1961; KÖLLNER, 1969). Die Forstwirtschaft bezog Lärchensaatgut bis dahin entweder aus dem Sudetenland oder aus den Alpen, hier besonders aus dem Tiroler Raum. Wären alle Anbauten geglückt, läge der Lärchenanteil im deutschen Wald nach RUBNER (1952) heute bei 30 %.

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts, auf dem Höhepunkt der "Lärchenwelle", wurde ein massenhaftes Fehlschlagen der künstlichen Lärchenanbauten offensichtlich. In der Literatur setzten sich viele Beiträge mit diesem Phänomen auseinander (FRÖMBLING, 1902; DOTZEL, 1905; FANKHAUSER, 1919; ALBRECHT, 1934; MÜNCH, 1933, 1935b, c; LANGNER, 1935; PAES, 1935; SCHÖBER, 1935a, b, 1949; SPEER, 1941; WACHTER, 1964, 1969; Übersichten in Mc COMB, 1955 sowie ROHMEDER und SCHÖNBACH, 1959). Es wurden die Schlagworte "Lärchensterben" und "Lärchenrätsel" geprägt. Schließlich kam man zu der Einsicht, daß das Schicksal eines Bestandes eng mit der Provenienz des verwendeten Saatgutes verknüpft war. Insbesondere zeigte MÜNCH (1935a, 1936) den Zusammenhang zwischen dem rätselhaften Absterben ganzer Lärchenwälder und deren Rassenzugehörigkeit auf.

Während mit Vermehrungsgut aus alpinen Lagen begründete Bestände meist im Stangenholzalter vom Krebs befallen wurden, blieben

Lärchen sudetischer Herkunft oft bis ins hohe Alter gesund. Trotzdem können verfehlte Standortwahl und/oder falsche waldbauliche Behandlung ein Übriges zum Versagen künstlicher Anbauten, auch der Sudetenlärche, beitragen (CIESLAR, 1904; SCHOTTE, 1918; MONCH, 1938; SEEHOLZER, 1938; BURGER, 1943; PLOCHMANN, 1954; LEIBUNDGUT, 1967, 1987; SPERBER, 1962, BÖRGI, 1987).

Angeregt durch diese Diskussionen begannen Forstleute in Europa und Nordamerika zahlreiche Lärchenprovenienzversuche anzulegen (Sachsen: RUBNER, 1938, 1941; Österreich: CIESLAR, 1899, 1907, 1914; Schweiz: FISCHER, 1950; LEIBUNDGUT und KUNZ, 1952; LEIBUNDGUT 1959; Dänemark: GOHRN, 1957; CSSR: FINKENSTEIN, 1987; Jugoslawien: PINTARIC, 1973; Großbritannien: MAC DONALD, 1937; VARMA, 1949; USA: BARNES, 1977; I. Internationaler Lärchenprovenienzversuch 1944: GIERTYCH, 1979; II. Internationaler Lärchenprovenienzversuch 1958/59: SCHOBER, 1977, 1985; Übersichten in KALELA, 1937 sowie SCHOBER, 1958).

Im Unterschied zu älteren Versuchen, in die oft nur wenige Provenienzen einbezogen wurden, hatten spätere, systematisch angelegte zum Ziel, Einblicke über wichtige waldbauliche Eigenschaften möglichst vieler Herkünfte aus allen vier Teilarealen zu gewinnen. Es wurde deutlich, daß die Lärche trotz ihres vergleichsweise kleinen Areals bemerkenswert stark rassisch differenziert ist (ROHMEDEK und SCHÖNBACH, 1959). Alle Versuche erbrachten, auch unter verschiedenen Standortbedingungen, weitgehend gleiche Ergebnisse (SCHOBER, 1958).

Die östlichen Provenienzen aus den Sudeten, aus Polen und der Tatra besitzen gegenüber den alpinen eine höhere Wuchsleistung (DENGLER, 1942; BURGER, 1944; FISCHER, 1950; GENYS, 1960; FISCHER und RIEGER, 1965; BACHLER, 1969; SCHOBER, 1977, 1985; GIERTYCH, 1979). Allerdings haben sie häufig relativ schlechte Schaftformen, während sich einige Provenienzen aus dem östlichen Alpenraum durch hervorragende Stammqualität auszeichnen (SCHOBER, 1969). Beim Befall durch den Lärchenkrebs sind zwar Standorteinflüsse von besonderer Bedeutung, im Mittel werden aber Alpenlärchen deutlich stärker befallen als die osteuropäischen Rassen (LEIBUNDGUT et al., 1964; SCHOBER, 1985). Insgesamt zeigen die Alpenlärchen ein sehr heterogenes Erscheinungsbild (LEIBUNDGUT, 1959; MAYER, 1980). Herkünfte aus den West-, Süd- sowie aus höheren Lagen der Ostalpen

| Untersuchungsinhalt           | Autor                                                            | Jahr                                                 |
|-------------------------------|------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| Transpirations-<br>intensität | SCHREIBER<br>KRAL                                                | 1923<br>1962, 1967                                   |
| Chemische<br>Nadelanalysen    | SCHREIBER<br>WETTSTEIN<br>MADZIARA-<br>BORUSIEWICZ<br>LEIBUNDGUT | 1940, 1960, 1961, 1964<br>1946<br>1983<br>1985, 1987 |
| Wassergehalt<br>der Nadeln    | SCHREIBER und<br>KRAL<br>SCHREIBER<br>KRAL                       | 1963<br>1964<br>1967                                 |
| Rindeninhaltsstoffe           | LEIBUNDGUT                                                       | 1985                                                 |
| Osmotischer Wert              | SCHMUCKER<br>KRAL                                                | 1962<br>1966                                         |
| Photoperiodische<br>Reaktion  | LEIBUNDGUT<br>KÖLLNER                                            | 1962, 1963, 1985<br>1969                             |
| Phototropische<br>Reaktion    | LEIBUNDGUT<br>KÖLLNER                                            | 1963, 1985<br>1969                                   |
| Phänologie                    | SCHOBER<br>LEIBUNDGUT                                            | 1967<br>1985                                         |
| Verkernung                    | SCHREIBER<br>LEIBUNDGUT                                          | 1944<br>1983                                         |
| Stomatahäufigkeiten           | GATHY<br>LEIBUNDGUT                                              | 1959a<br>1985                                        |
| Zapfenmorphologie             | HRUBY und<br>GOTTHARD<br>RUBNER und<br>SVOBODA<br>GATHY          | 1934<br>1944<br>1959b                                |
| Tausend-Korn-Gewicht          | BOUVAREL und<br>LEMOINE<br>SIMAK                                 | 1958<br>1967                                         |
| Monoterpengehalte<br>(Trieb)  | LANG                                                             | 1976                                                 |
| Chromosomen                   | SIMAK                                                            | 1962                                                 |

Tab. 1: Untersuchungen zur Unterscheidung von Provenienzen der europäischen Lärche.



zeigen in vieler Hinsicht unbefriedigende Merkmale (TROEGER, 1962; MERKEL, 1971). Eine Rasse, die alle erwünschten Merkmale auf sich vereinigt, gibt es nicht.

Als Folge dieser Erfahrungen entstand das Bedürfnis, verschiedenes und vor allem unbekanntes Material (Saatgut, Jungpflanzen, Althölzer) durch möglichst einfache und schnelle Untersuchungen unterscheiden und bekannten Herkunftsgebieten zuordnen zu können. In zahlreichen Versuchen wurde nach Unterscheidungskriterien zwischen Rassen bzw. Provenienzen gesucht. Tabelle 1 gibt Auskunft über Autoren und Untersuchungsinhalte.

Zwei Orientierungsrichtungen dominieren. Zum einen sind dies von der Altersphase eines Baumes unabhängige Erhebungen, zum anderen Untersuchungen an Saatgut oder Sämlingen, explizit mit der Absicht, sie als Frühtestmethode anzuwenden.

Da in den einzelnen Arbeiten verschiedene Herkünfte verwendet wurden, fehlt es an Vergleichbarkeit, und es ist schwierig, allgemeine Aussagen abzuleiten. Fest steht aber, daß viele Merkmale einer starken Variation zwischen den Individuen einer Provenienz unterworfen sind. Sichere Unterscheidungen erfordern hohe Stichprobenzahlen und sind nur selten zu realisieren.

Auch wenn in einzelnen Fällen eine zuverlässige Trennung von Herkünften gelang, so bestand meist Unsicherheit bei der Verallgemeinerung der Ergebnisse. Insgesamt gibt es aber bisher kein einziges Merkmal, das eine sichere Unterscheidung von Herkünften erlaubt.

### 1.3 Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit ist es, morphologische und biochemische Merkmale einzeln oder in Kombination zur Differenzierung von Provenienzen der europäischen Lärche einzusetzen. Dazu werden drei verschiedene Ansätze verfolgt.

#### 1. Bestimmung von Stomatahäufigkeiten.

Über derartige Untersuchungen wird bei Lärche nur in wenigen Fällen berichtet; zudem führten sie zu keinen greifbaren Ergebnissen. Hier gelangen stärker differenzierende Methoden zur Anwendung.

## 2. Monoterpenuntersuchungen.

Zahlreiche Untersuchungen zeigen, daß sich Koniferenprovenienzen mit Hilfe von Monoterpenen unterscheiden lassen. Bei der Gattung *Larix* und insbesondere bei Sämlingen besteht Nachholbedarf. Erste Untersuchungen sollen ausloten, welche Möglichkeiten bei der europäischen Lärche bestehen.

## 3. Isoenzymanalysen.

Dieses Instrument der Genetik und Systematik verspricht eine unentbehrliche Stütze der Provenienzforschung zu werden. Ebenso wie bei Terpenen sind Isoenzymdaten über *Larix* nur in Ansätzen vorhanden.

Im Hinblick auf die praktische Anwendung soll schließlich diskutiert werden, inwiefern die hier angewandten Methoden zu Frühtests herangezogen werden können.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungen zur Stomata-Verteilung

Die Ausprägung eines Phänotyps wird durch die Interaktion von Erbanlagen und Umwelt gesteuert. Einblicke in den Genotyp vermitteln Provenienzversuche. Vergleicht man ein Merkmal aber nur in einem Herkunftsversuch, so bleibt der etwaige Grad des Umwelteinflusses auf dieses Merkmal unbekannt. Deshalb muß zusätzlich geprüft werden, ob es an einem anderen Standort konstant bleibt. Bei wiederholter gleicher Ausprägung darf von der genetischen Fixierung des Merkmals ausgegangen werden.

Im vorliegenden Fall soll die Prüfung modifikativer Einflüsse auf die Verteilung der Stomata durch den Vergleich ein und derselben Herkunft in einem Provenienzversuch und im natürlichen Areal erfolgen.

#### 2.1.1 Material

Das Material aus dem Herkunftsversuch stammt von der Teilfläche Rothenbuch (Spessart) des von SCHÖBER begründeten II. Internationalen Lärchenprovenienzversuchs von 1958/59. Tabelle 2 gibt Auskunft über die untersuchten Provenienzen.

Die Individuen der Herkünfte *Blühnbachtal*, *Jägerndorf* und *Smokovce* stammen von Einzelbaumabsaaten. Die übrigen Herkünfte stellen Bestandsabsaaten dar.

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich konnte von sieben Provenienzen Material an einem anderen Standort gesammelt werden, davon in sechs Fällen im natürlichen Areal. Wie ausgeführt diente dies der Prüfung auf Umweltunabhängigkeit des untersuchten Merkmals. Die Herkunft *Ruda* konnte wegen Abtrieb des Bestandes nicht im natürlichen Vorkommen beerntet werden. Aus diesem Grund wurde das Material auf einer anderen Herkunftsversuchsfläche gewonnen. Von der polnischen Provenienz *Mala Wies* waren keine Proben zu erhalten. Als Ersatz wurde Material von dem in Polen nächstliegenden Lärchenvorkommen, *Gora Chelmona*, aus einem Provenienzversuch in Kornik gewonnen.

Zur Erweiterung der Datenbasis wurden aus dem weitgespannten Alpenareal Proben von zusätzlich fünf autochthonen Beständen untersucht (Tab. 3). Aus dem Mölltal und vom Simplonpass wurden jeweils Bestände in zwei verschiedenen Höhenstufen beerntet, wobei die Hochlagenbäume die alpine Baumgrenze bildeten.

| Provenienz                             | Höhenlage<br>in m | weitere Probenahme an<br>anderem Standort                                  |
|----------------------------------------|-------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| Embrun<br>(franz. Alpen)               | 1450              | natürliches Areal                                                          |
| Tenna<br>(ital. S-Alpenrand)           | 600               | natürliches Areal                                                          |
| Cavalese<br>(Dolomiten)                | 1200              | natürliches Areal                                                          |
| Blühnbachtal, E<br>(österr. NO-Alpen)  | 850               | natürliches Areal                                                          |
| Semmering<br>(österr. Alpenostrand)    | 1200              | natürliches Areal                                                          |
| Zabreh<br>(Sudeten, CSSR)              | 500               | nein                                                                       |
| Ruda<br>(Sudeten, CSSR)                | 450               | Provenienzversuch<br>bei Prag                                              |
| Jägerndorf, E<br>(Sudeten, CSSR)       | 450               | nein                                                                       |
| Mala Wies<br>(Warschauer Ebene, Polen) | 180/320           | Ersatzprovenienz Gora<br>Chelmoiva im Provenienz-<br>versuch Kornik, Polen |
| Smokovce, E<br>(Hohe Tatra, CSSR)      | 1200              | natürliches Areal                                                          |

Tab. 2: Für die Untersuchung von Stomata-Verteilungen beerntete Herkünfte. E = Einzelbaumabsaat.

Von jeder Herkunft wurden 13 Bäume beerntet. Zur Standardisierung der Probenahme wurden Kurztriebнадeln ausschließlich von normal entwickelten, zwei- bis dreijährigen Trieben verwendet.

Pro Baum wurde ein nach Norden ausgerichteter Zweig aus dem untersten Kronenteil entnommen. Auf Provenienzversuchsflächen geschah dies mittels eines 6m langen Astzwickers. Auf alpinen

| Provenienz              | Höhenlage<br>in m |
|-------------------------|-------------------|
| Mölltal I (Kärnten)     | 1150              |
| Mölltal II              | 2000              |
| Simplonpaß I (Wallis)   | 1500              |
| Simplonpaß II           | 2050              |
| Val Roseg (Oberengadin) | 1900              |

Tab. 3: Herkünfte aus natürlichen alpinen Beständen.

Standorten des natürlichen Areals und in der Hohen Tatra gelang es, die meist tief herabreichenden Kronen von Hand zu beernten. Um eine unerwünscht nahe Verwandtschaft der Probenbäume auszuschließen, wurden nur Bäume mit einem Mindestabstand von 100m ausgewählt. Die Autochthonie der Bestände wurde jeweils von den örtlichen Forstbehörden bestätigt. Das Alter der Probenbäume auf Versuchsflächen betrug 29 Jahre, im natürlichen Vorkommen variierte es zwischen 80 und 150 Jahren.

Geerntet wurde in den Monaten August und September der Jahre 1986 und 1987, ausgenommen die Population der Hohen Tatra, die erst im Herbst 1988 zugänglich war. Die Proben wurden in Plastiktüten verpackt und bis zum Gebrauch im Gefrierschrank bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gelagert.

### 2.1.2 Ermittlung von Stomata-Verteilungen

Die Ermittlung von Stomatahäufigkeiten auf der Oberseite von Kurztrieb nadeln erfolgte mit Hilfe eines Binokulars bei 40-facher Vergrößerung. Schließzellen sind nur indirekt nachzuweisen, indem sie sich durch ihren, im Auflicht weiß erscheinenden, die äußere Atemhöhle ausfüllenden Wachspuppen (vgl. GATHY, 1959a; KIRCHNER et al., 1908; KRACHT, 1917; WILHELM, 1883) von der dunklen Nadeloberfläche abheben (Abb. 2).

Stomata sind stets in zwei Längsreihen angeordnet, die sich parallel links und rechts der Nadelmitte befinden, wobei die Reihen meist von ungleicher Länge sind. Die Stomatareihen sind



Abb. 2: Oberseite einer Lärchenkurztriebnadel mit Stomatareihen (15-fach vergrößert).

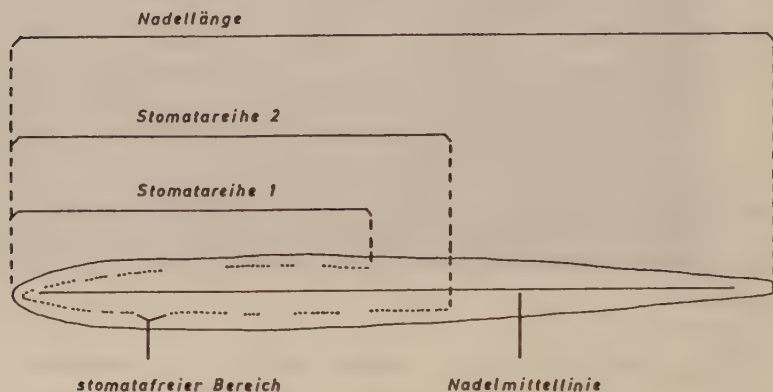
zudem nicht lückenlos, sondern werden von unterschiedlich langen, stomatafreien Bereichen unterbrochen (Abb 3). Ihren Ursprung finden die Reihen immer an der Nadelspitze und enden mehr oder weniger weit von der Nadelbasis entfernt.

Mittels eines Lineals mit 0,5 mm-Einteilung wurde die Länge beider Stomatareihen einer Nadel einschließlich der stomatafreien Bereiche ebenso wie die Länge der Nadel gemessen. In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß die Ausdehnung der stomatafreien Partien im Mittel bei allen Herkünften gleich und deshalb zu vernachlässigen war. Als Länge der Schließzellenreihe wurde der Abstand von der Nadelspitze bis zur letzten Spaltöffnung einer Reihe zur Nadelbasis hin definiert (Abb. 3).

Um die Werte aller Nadeln vergleichbar zu machen, wurde die relative Stomatareihenlänge (RSR), ermittelt (Abb. 3). Dies erreichte man durch Division von jedem der beiden Stomatareihenlängenwerte

durch den Wert der Nadellänge. Pro Nadel erhielt man somit zwei RSR-Werte.

Bei wenigen Nadeln jeder Herkunft war eine zweite Schließzellenreihe je Nadelhälfte zu beobachten, die aber meist sehr kurz war. Zur Berechnung der RSR wurden diese kurzen Stomatareihen nicht herangezogen.



$$\text{Relative Stomatareihentlänge (RSR)} = \frac{\text{Länge der Stomatareihe}}{\text{Länge der Nadel}}$$

Abb. 3: Schematische Darstellung der Oberseite einer Lärchenkurztriebnadel und Berechnung der RSR-Werte.

Von jedem Baum wurden 20 Kurztriebnadeln, je zehn von zwei- und von dreijährigen Trieben entnommen. Zur statistischen Auswertung wurden von den 40 (2x20) RSR-Werten eines jeden Baumes die Einzelbaummediane berechnet. Aus den 520 (2x20x13) RSR-Werten einer Population ergab sich der Median einer Provenienz. In den meisten Fällen besaß weder die RSR-Häufigkeit eines Baumes noch die ganzer Herkunft Normalverteilung. Aus diesem Grunde mußte die statistische Auswertung mit nichtparametrischen Tests durchgeführt werden (SACHS, 1978). Wenn im folgenden des besseren Verständnisses wegen von Mittel oder Durchschnitt gesprochen wird, so liegt trotzdem der Median zugrunde.

## 2.2 Isoenzymanalysen

### 2.2.1 Einführung

#### 2.2.1.1 Isoenzyme - Definitionen und Nachweis

Unter Isoenzymen versteht man verschiedene Formen eines Enzyms, die die gleiche Funktion haben, das heißt dieselbe Reaktion katalysieren, sich aber in ihrer Struktur, insbesondere der Ladung ihrer Seitenketten, unterscheiden (MARKERT und MÖLLER, 1959). Die Gesamtheit aller Isoenzyme eines Enzyms nennt man ein Enzymsystem.

Einblicke in das Auftreten von Isoenzymen liefert die Elektrophorese. Hierbei wird das zu untersuchende Pflanzenextrakt in ein bestimmtes Trägermedium (z. B. Stärkegel, Polyacrylamid) gegeben, das über eine Pufferflüssigkeit unter Spannung steht. Bei bestimmten pH-Werten tragen Enzyme positive oder negative Gesamtladung und wandern im elektrischen Feld zum entgegengesetzt geladenen Pol. Das Prinzip der Trennung beruht auf der unterschiedlichen Mobilität verschieden stark geladener Isoenzyme (BARTELS, 1971b). Bei der Gelelektrophorese, die sich bei Koniferen gegenüber anderen Trägermedien durchgesetzt hat, kommt der Molekularsiebeffekt hinzu. Größere Moleküle kommen in den Poren des Gels langsamer voran als kleinere (OHLENSCHLÄGER et al., 1980).

Nach beendeter Elektrophorese werden Isoenzyme durch enzymespezifische Färbemittel im Gel sichtbar gemacht. Als Ausdruck von Isoenzymen entstehen farbige Banden. Das Bandenmuster eines Enzymsystems wird als Zymogramm bezeichnet (HUNTER und MARKERT, 1957).

Grundsätzlich lassen sich nach dem Ort der genetischen Kontrolle zwei Kategorien von Isoenzymen unterscheiden. Man spricht vom Überbegriff Isoenzyme, wenn sie von verschiedenen Genloci codiert, dagegen von Allozymen (PRAKASH et al., 1969), wenn sie von den Allelen eines einzigen Genlocus spezifiziert werden. Die Mehrzahl der beobachteten Fälle sind Allozyme (GOTTLIEB, 1977).

Daneben existieren noch sekundäre Isoenzyme (SHAW, 1969). Darunter versteht man Isoenzyme oder Allozyme, die posttranslatorische Modifikationen (z. B. unterschiedliche Sekundärstrukturen durch anormale Faltung) erfahren.

### 2.2.1.2. Bedeutung der Isoenzyme für Genetik und Systematik

Der entscheidende Vorzug von Isoenzymen gegenüber quantitativen Merkmalen besteht darin, daß sie primäre Produkte der Gene (CRAWFORD, 1983) und deshalb weitgehend umweltunabhängig sind (BERGMANN, 1983; BROWN und WEIR, 1983; GOTTLIEB, 1977; GREGORIUS et al., 1984; SCHROEDER, 1986). Der unmittelbare Rückschluß vom Phänotyp (Zymogramm) auf den Genotyp ist möglich. In der Systematik nutzt man unterschiedliche Isoenzymvorkommen zur Abgrenzung von Sippen (Übersicht bei FALKENHAGEN, 1985; für *Larix*: GRILL et al., 1980, 1982; LARIONOVA und MILYUTIN, 1981; CHELIAK und PITEL, 1985; FINS und SEEB, 1986). Für genetische Untersuchungen können anhand von Genhäufigkeiten evolutionäre Prozesse besser durchleuchtet werden.

Zur richtigen Einschätzung der Ergebnisse von Isoenzymstudien ist wichtig, daß unterschiedliche Zymogramme nur durch eine sowie mehrere verschiedene Seitengruppen verursacht werden können. Insgesamt bewirken nur etwa 30% aller Seitengruppen Ladungsunterschiede und damit auch phänotypische Variation (GOTTLIEB, 1977). Der Grad der Variation wird damit eher unter- als überschätzt (CHAMBERS und BAYLESS, 1983).

### 2.2.1.3 Bedeutung des Gymnospermenendosperms für Isoenzymanalysen

Gymnospermensamen besitzen ein haploides Endosperm. Es entsteht nach meiotischer Teilung aus der Embryosackmutterzelle und entspricht ontogenetisch der mütterlichen Eizelle. Ein heterozygoten Individuum besitzt im Endosperm wie in der Eizelle nur eines von zwei verschiedenen Allelen eines Gens. Legt man Mendel'sche Spaltung zugrunde, so teilen sich im Endosperm eines Individuums beide Allele im Verhältnis 1:1 auf. Der haploide Zustand bringt für isoenzymatische Untersuchungen gegenüber diploidem Gewebe (Blätter, Knospen, etc.) den entscheidenden Vorteil der Vereinfachung der genetischen Analyse. Bei der Verwendung von diploidem Material ist diese Umsetzung von Phänotyp (Zymogramm) in Genotyp ohne zusätzliche Kreuzungsexperimente meist nicht möglich (BARTELS, 1971a).

Vorteilhaft ist weiterhin, daß das Endosperm ein konstantes Entwicklungsstadium eines Individuums darstellt. Schließlich ist auch

die einfache Lagerung von Saatgut und die im Vergleich zu Blättern oder Knospen außerordentlich vereinfachte Extraktion der Isoenzyme ein methodischer Vorteil (vgl. LOOMIS und BATTAILE, 1966; McMULLAN und EBELL, 1970).

#### 2.2.1.4 Genetische Analyse der Isoenzymvariation

Im Zuge einer genetischen Analyse wird versucht, die in den Zymogrammen sichtbaren Banden auf die ihr zugrundeliegenden Genorte zurückzuführen (HATTEMER und BERGMANN, 1987). Es ist zweckmäßiger mit konkreten, codierenden Loci als mit abstrakten Banden oder Bandenmustern zu arbeiten (BERGMANN, 1971). Der Vergleich verschiedener Populationen wird damit unmittelbar auf der Stufe der Gene durchgeführt (GREGORIUS, 1974).

#### 2.2.2 Material

Isoenzymanalysen wurden an Saatgut durchgeführt. Dieses lag als Einzelbaum- oder Mischprobe vor. Bei den Einzelbaumproben handelte es sich um Saatgut, das unter eigener Regie, entweder auf der Provenienzversuchsfläche Rothenbuch oder im natürlichen Areal gewonnen wurde. Die Samen jedes einzelnen Baumes wurden getrennt geerntet, gekennzeichnet und aufbewahrt. Die Zuordnung jedes einzelnen Samenkorns zu einem bestimmten Baum war somit gewährleistet.

Mischproben bestanden aus Vermehrungsgut, das mit Ausnahme der Herkunft Vintschgau von forstlichen Forschungsinstituten bezogen wurde. Dabei war das Saatgut aller beernteten Bäume eines Bestandes in einer Probe vereinigt und die Zahl der Samenbäume nicht bekannt. Vorgabe war aber, daß die Samen von möglichst vielen Individuen stammen sollten.

Tabelle 4 gibt Auskunft über die Saatgutprovenienzen, die als Mischproben vorlagen. Provenienzen, von denen das Saatgut einzelbaumweise geerntet wurde, sind in Tabelle 5 aufgeführt. Aus dem Pfitscher Tal konnten Zapfen von zwei Beständen gewonnen werden, wobei die Hochlagenbäume die Waldgrenze bildeten.

| Provenienz               | Höhenlage<br>in m | Bezugsquelle                                    | Anzahl unter-<br>suchter Samen |
|--------------------------|-------------------|-------------------------------------------------|--------------------------------|
| Lysa Gora<br>(Polen)     | 300               | Dendrolog. Institut<br>Kornick, Polen           | 144                            |
| Ruda<br>(Sudenten)       | 500               | Tsch. Forstl. Versuchs-<br>anstalt, Uh.Hradiste | 144                            |
| Vintschgau<br>(Südtirol) | 900-1300          | Fa. Conrad Appel,<br>Forst- u. Gehölzsamen      | 144                            |

Tab. 4: Provenienzen, die als Mischproben vorlagen.

| Provenienz               | Höhenlage<br>in m | Beerntungsart                   | Zahl<br>beernteter<br>Bäume |
|--------------------------|-------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| Mala Wies<br>(Polen)     | 180               | Provenienzversuch<br>Rothenbuch | 24                          |
| Zabreh<br>(Sudenten)     | 500               | Provenienzversuch<br>Rothenbuch | 26                          |
| Cavalese<br>(Dolomiten)  | 1200              | Provenienzversuch<br>Rothenbuch | 26                          |
| Embrun<br>(Franz. Alpen) | 1450              | Provenienzversuch<br>Rothenbuch | 28                          |
| Pfitsch I                | 1100-1300         | Pfitscher Tal<br>Südtirol       | 26                          |
| Pfitsch II               | 1700-1800         | Pfitscher Tal                   | 30                          |
| Smokovce                 | 1200              | Hohe Tatra                      | 30                          |

Tab. 5: Provenienzen, die als Einzelbaumsaatgut vorlagen.

Je Herkunft wurden Samen von 24-30 Individuen entnommen. Herkünfte, die im Provenienzversuch beerntet wurden stammten von Bestandesabsaaten, das heißt von einer Vielzahl von Samenbäumen.



Abb. 4: Ausdehnung der beiden "künstlichen" Provenienzen (schraffiert). O=Ostalpen, S=Sudeten.

| Künstliche Provenienz | Zahl der Bestände | Höhenbereich |
|-----------------------|-------------------|--------------|
| Gesamt Sudeten        | 68                | 300-650      |
| Ostalpen              | 25                | 900-1700     |

Tab. 6: "Künstliche" Provenienzen.

Von der tschechischen und österreichischen Forstlichen Versuchsanstalt wurde Saatgut von 68 sudetischen und 25 ostalpinen Beständen zur Verfügung gestellt. Daraus wurden unter Entnahme von je zwei Samen einer Probe zwei "künstliche" Provenienzen gebildet, die als Querschnitt der Genotypen eines größeren Gebiets galten (Tab. 6). Die 136 Samen von Sudetenlärchen stellten eine Stichprobe dar, die vertikal wie horizontal fast das gesamte sudetische Areal einbezog. Die anderen 50 Samen repräsentieren Erbanlagen von

Lärchen eines begrenzten Ostalpengebiets. Abbildung 4 zeigt die Ausdehnung der zwei "künstlichen" Provenienzen im natürlichen Areal. Für die weiteren Berechnungen werden alle zwölf Provenienzen der gleichen Behandlung unterworfen.

Das Einzelbaumsaatgut wurde auf der Provenienzversuchsfläche in Rothenbuch, in den Alpen und in der Hohen Tatra gewonnen. Die Zapfenbeerntung erfolgte auf der Versuchsanlage im Spessart mit Hilfe von Baumsteigern. In den Gebirgslagen des natürlichen Areals konnten die Zapfen an den tiefbeasteten Kronen von Hand abgelesen werden. Dabei wurden nur Bäume mit einem Abstand von mindestens 100 Metern ausgewählt, um nicht zu nahe verwandte Bäume einzu-beziehen. Die Autochthonie der Bestände wurde von den örtlichen Forstbehörden bestätigt. Geerntet wurde in Rothenbuch im Frühjahr 1987, in den Alpen im Herbst desselben Jahres und in der Hohen Tatra im September 1988.

### 2.2.3 Methoden

#### 2.2.3.1 Untersuchte Enzymsysteme

Mit folgenden sechs Enzymsystemen wurden die elektrophoretischen Analysen durchgeführt:

|                                 |         |
|---------------------------------|---------|
| Glutamatdehydrogenase           | (GDH)   |
| Isozitatdehydrogenase           | (IDH)   |
| Glucose-6-Phosphatdehydrogenase | (G6PDH) |
| 6-Phosphogluconatdehydrogenase  | (6PGDH) |
| Shikimatdehydrogenase           | (SKDH)  |
| Malatdehydrogenase              | (MDH)   |

#### 2.2.3.2 Stichprobengröße bei Einzelbaumproben

In der vorliegenden Untersuchung besteht die Stichprobengröße bei Einzelbaumproben aus sechs Makrogametophyten pro Individuum. Daraus ergibt sich nach

$$p = (0,5)^{u-1} \quad (\text{MORRIS und SPIETH, 1978})$$

mit  $p$  = Wahrscheinlichkeit der Fehldiagnose  
 $u$  = Zahl der untersuchten Endosperme pro Baum

für p ein Wert von 0,031. Von 100 untersuchten heterozygoten Individuen werden also 3,1 fälschlicherweise nicht als solche erkannt.

### 2.2.3.3 Elektrophorese

#### 2.2.3.3.1 Zubereitung des Stärkegels

Als Trägermedium fanden 11%ige Stärkegele Verwendung (Tab. 7). Die Mischung aus Stärke, Saccharose, Elektrodenpuffer und Wasser wurde in einer Saugflasche unter Rühren im Wasserbad (100°C) erhitzt, bis die Trübung der Lösung in Transparenz umschlug. Der Kochprozeß wurde dann ohne Rühren zehn Minuten fortgesetzt. Anschließend wurde das Gemisch nach Entgasung mit einer Wasserstrahlpumpe gleichmäßig in zwei Formen auf Glasscheiben (27 x 12 x 0,7 cm) gegossen. Nach Abkühlung im Kühlschrank auf 4° C war das Gel zur Beschickung mit dem Nährgewebeextrakt verwendbar.

---

|                       |           |                                            |
|-----------------------|-----------|--------------------------------------------|
| Elektrodenpuffer:     | 16,35 g/l | Tris                                       |
| pH 7,0                | 9,30 g/l  | Zitronensäure (Monohydrat)                 |
| Gelzusammensetzung:   | 59,4 g    | hydrolisierte Elektrophoresestärke (Sigma) |
|                       | 10,8 g    | Saccharose                                 |
|                       | 162 ml    | Elektrodenpuffer                           |
|                       | 378 ml    | H <sub>2</sub> O                           |
| Extraktionspuffer:    | 3,84 g/l  | Natriumdihydrogenphosphat                  |
| pH 7,5                | 23,86 g/l | Di-Natriumhydrogenphosphat                 |
| Präincubationspuffer: | 9,7 g/l   | Tris, titriert mit 1n HCl auf pH 8,0       |

---

Tab. 7: Puffer und Gelzusammensetzung zur Elektrophorese (nach MÖLLER-STARCK, 1985 und CONKLE et al., 1982).

#### 2.2.3.3.2 Extraktion der Isoenzyme

Zum Quellen wurden die Samen bei Zimmertemperatur und Tageslicht in Petrischalen auf feuchtes Filterpapier gebracht. Das Ankeimen hatte zum Zweck, Endosperm und Embryo problemlos voneinander zu trennen. Mit Durchstoßen der Samenschale durch die Radicula nach

ca. einer Woche waren die Endosperme zur Analyse geeignet. Testa und Embryo wurden nicht weiter verwendet.

30 Nährgewebe wurden in halbkugelförmige Bohrungen einer vorgekühlten Plexiglasform gegeben, mit einem Tropfen Extraktionspuffer (Tab. 7) versehen und mit einem Glasstab homogenisiert. Anschließend wurde sofort jedes der 30 Homogenate mit Hilfe von zwei 0,8 x 0,4cm großen Filterpapierschnitzeln (Whatman medium-fast) aufgesaugt und die Plastikform samt Papierschnitzel bis zur Elektrophorese im Kühlschrank bei 4° C zehn Minuten gelagert.

#### 2.2.3.3.3 Elektrophoreselauf

Zur elektrophoretischen Auftrennung des Extrakts wurden die Papierschnitzel in einen Spalt gesteckt, der durch einen vertikalen Längsschnitt der Gele bei einem Viertel deren Breite geschaffen wurde. Daraufhin erfolgte die Beschickung der Elektrophoresekammern mit den beiden Gelplatten, wobei der Brückenabstand 6,5 cm, die Spannung 22,5 V/cm und die Kühltemperatur der Anlage 4° C betrugen. Die Spannung wurde abgeschaltet, nachdem eine mitlaufende, farbige Referenzsubstanz (Bromphenolblau) 6,2 cm weit gewandert war.

#### 2.2.3.3.4 Anfärbung und Dokumentation der Gele

Jedes Gel einer Kammer wurde auf drei Enzymsysteme analysiert: Um die Enzymaktivität im Gel sichtbar zu machen, erfolgten für jedes der sechs Enzymsysteme spezifische Anfärbungen. Hierzu mußte jedes Gel horizontal in vier dünne Lagen geschnitten werden; die jeweils oberste Lage fand keine Verwendung. Zum Angleichen des pH-Wertes der Gelstreifen an den der Färbelösung wurden sie 15 Minuten lang in einem für alle Enzymsysteme gleichen Puffer (Tab. 7) vorinkubiert und anschließend, nach Absaugen dieses Puffers, mit den folgenden, speziellen Farblösungen versetzt (CONKLE et al., 1982; MÖLLER-STARCK, 1985):

|      |      |    |                                      |
|------|------|----|--------------------------------------|
| GDH: | 50   | ml | Präincubationspuffer                 |
|      | 1,6  | mg | PMS (Phenazin Methosulfat)           |
|      | 12,5 | mg | MTT (Thiazolylblau)                  |
|      | 16,6 | mg | NAD (Nicotinamid-adenin-dinucleotid) |
|      | 1,6  | g  | L-a-Aminoglutar säure                |

|        |      |    |                                                   |
|--------|------|----|---------------------------------------------------|
| G6PDH: | 50   | ml | Präincubationspuffer                              |
|        | 65   | mg | D-Glucose-G-Phosphat                              |
|        | 1,6  | mg | PMS                                               |
|        | 12,5 | mg | MTT                                               |
|        | 13,0 | mg | NADP (Nicotinamid-adenin-dinucleotid-phosphat)    |
|        | 1,6  | ml | 10%ige MgCl <sub>2</sub> -Lösung                  |
| 6PGDH: | 50   | ml | Präincubationspuffer                              |
|        | 1,6  | mg | PMS                                               |
|        | 12,5 | mg | MTT                                               |
|        | 13,5 | mg | NADP                                              |
|        | 0,8  | ml | 10%ige MgCl <sub>2</sub> -Lösung                  |
|        | 42   | mg | Na <sub>2</sub> -6-Phosphogluconatsäure           |
| IDH:   | 50   | ml | Präincubationspuffer                              |
|        | 1,6  | mg | PMS                                               |
|        | 12,5 | mg | MTT                                               |
|        | 13,5 | mg | NADP                                              |
|        | 1,6  | ml | 10%ige MgCl <sub>2</sub> -Lösung                  |
| SKDH:  | 50   | ml | Präincubationspuffer                              |
|        | 1,6  | mg | PMS                                               |
|        | 12,5 | mg | MTT                                               |
|        | 13,5 | mg | NADP                                              |
|        | 58   | mg | Shikimatsäure                                     |
| MDH:   | 50   | ml | Präincubationspuffer                              |
|        | 2    | mg | PMS                                               |
|        | 12,5 | mg | MTT                                               |
|        | 13   | mg | NAD                                               |
|        | 1,6  | ml | 10%ige MgCl <sub>2</sub> -Lösung                  |
|        | 2,5  | ml | Lösung aus: 134,1g/l Dl-malic acid<br>80 g/l NaOH |

Zur Beschleunigung der enzymatischen Reaktion wurden die Gele für 1,5 Stunden in einen abgedunkelten Wärmeschrank (32° C) gegeben. Die Protokollierung der Banden im Zymogramm erfolgte dann sofort nach Entnahme aus dem Schrank; die Auswertung geschah rein visuell. Anschließend wurden die Gele zur Dokumentation und dauerhaften Aufbewahrung mit Hilfe eines Gelrockners auf Spezialpapier getrocknet.

#### 2.2.3.4 Genetische Analyse

Als Grundregel bei der Verwendung von haploidem Extraktionsmaterial gilt, daß jede einzelne Bande mit einem codierenden Allel gleichgesetzt werden kann (BERGMANN, 1973; Abb. 5, 1). Allerdings gibt es Ausnahmen.

In bestimmten Fällen ist ein konstantes, immer wiederkehrendes Auftreten einer Mehrfachbande (meist Doppelbande) zu beobachten (Abb. 5, 2). Dies wird durch irreversible Sekundärveränderungen eines Proteins und die damit verbundene Bildung künstlicher Enzymbänder erklärt (BARTELS, 1971a; BERGMANN, 1973; LUNDKVIST, 1977).

In relativ seltenen Fällen müssen sogenannte Null-Allele berücksichtigt werden (Abb. 5, 3). Darunter versteht man Gene, die keine sichtbare Bande produzieren, weil das Allel ein Enzym ohne Aktivität codiert (BERGMANN, 1974).

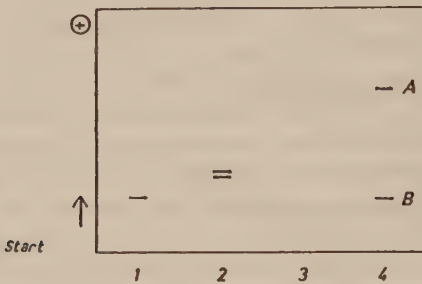


Abb. 5: Verschiedene Zymogramme von Endospermen

1: eine Bande = ein Allel (Grundregel)

2: Doppelbande (sekundäres Isoenzym)

3: Keine Aktivität (Null-Allel)

4: zwei Banden mit unterschiedlicher Mobilität. Nach der Grundregel handelt es sich um 2 Allele. Da haploides Material vorliegt, stammen sie von 2 Genloci. Folglich repräsentieren die Banden Isoenzyme. Nomenklatur: Der Genlocus, der die am nächsten zur Anode liegenden Banden codiert, wird mit A bezeichnet (z.B. MDH-A), der nächstgelegene mit B usw. Liegt bei einem Enzymsystem nur ein Locus vor, so entfällt die Benennung mit einem Buchstaben.

Im Zymogramm schwach gefärbte Banden mit schlechter Auflösung werden nicht berücksichtigt, da sie keine sichere Interpretation zulassen (COPEs and BECKWITH, 1977; SZMIDT, 1979; LUNDKVIST, 1979). Von grundsätzlicher Bedeutung, und für eine korrekte genetische Analyse unerlässlich ist die Frage, ob Banden im Zymogramm Allozyme oder Isoenzyme darstellen. Zur Erläuterung dieses Problemkreises siehe Abbildung 5, 4 und Abbildung 6.

Insgesamt ist die genetische Basis eines Zymogramms umso schwieriger aufzuklären, je mehr Banden vorkommen.

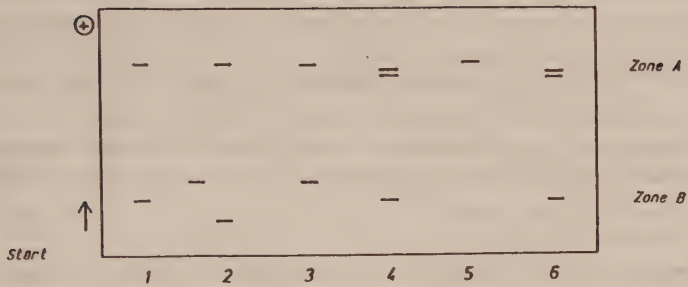


Abb. 6: Zymogramme sechs verschiedener Endosperme eines Enzymsystems.

1: wie 4 in Abb. 5.

1-6: Zone A: Banden mit hoher Mobilität (Genlocus A). Zone B: Banden mit geringer Mobilität (Genlocus B). Interpretation: Genlocus A besitzt 2 Allele: 1, 2, 3 u. 4 = Einfachbanden, 4 u. 6 = Doppelbanden (sek. Isoenzym); Genlocus B besitzt 4 Allele: 1, 2, 3, 4 u. 6 = Einfachbanden, 5 = Null-Allel.

## 2.3 Monoterpenanalysen

Monoterpene sind die Hauptbestandteile der flüchtigen Fraktion (=Terpenoide) von Harzen und ätherischen Ölen. Ihr Grundbaustein besteht aus zwei Isopren-Molekülen, ihre Summenformel beträgt  $C_{10}H_{16}$ . Mit Hilfe der Gaschromatographie lassen sich auch geringe Mengen in pflanzlichem Gewebe nachweisen. Bei Koniferen nutzt man Monoterpengehalte zur Abgrenzung verschiedener Sippen (Übersicht bei SQUILLACE, 1976; bei *Larix*: STAIRS, 1968; LANG, 1976; CHUDNYI, 1982).

Das Grundprinzip der gaschromatographischen Trennung beruht darauf, Monoterpengemische im gasförmigen Zustand durch Adsorptionsvorgänge in Einzelkomponenten zu zerlegen (ANONYMUS, 1983). Dazu gibt man mittels einer Spritze das zu untersuchende Stoffgemisch in den beheizten Injektor eines Gaschromatographen. Das Gasgemisch wird mit Hilfe eines Trägergases durch die Säule transportiert und durch verschieden lange Verweildauer der Stoffe am Adsorptionsmittel in Einzelbestandteile getrennt. Am Ende der Säule mißt ein Detektor die Mengen der einzelnen, vorbeiströmenden Komponenten. Die Zeit zwischen dem Einspritzen einer Probe und der Anzeige einer Komponente am Detektor bezeichnet man als Retentionszeit.

### 2.3.1 Material

Als Untersuchungsobjekt dienten die Primärnadeln von Sämlingen. Diese wurden ausschließlich aus Mischsaatgut (Bestandsabsaaten) erzogen. Angaben über die verwendeten Herkunftsn sind Tabelle 8 zu entnehmen.

### 2.3.2 Methoden

#### 2.3.2.1 Anzucht der Sämlinge

Die Sämlingsanzucht erfolgte in Blumentöpfen in einem Gewächshaus unter Freiluftbedingungen. Als Substrat diente eine Mischung aus Blumenerde und Vermiculit im Gewichtsverhältnis von 3:1. Anfang April 1988 wurden 2,5g Saatgut jeder Provenienz abgewogen, auf das vorbereitete Substrat gebracht und unter gleichen Bedingungen im

Gewächshaus aufgestellt. Zweimal pro Woche wurde mit einer abgemessenen Menge Leitungswasser bewässert.

| Provenienz               | Höhenlage<br>in m | Bezugsquelle                                     |
|--------------------------|-------------------|--------------------------------------------------|
| Lysa Gora<br>(Polen)     | 320               | Dendrolog. Institut<br>Kornick, Polen            |
| Litovel<br>(Sudeten)     | 300               | Tsch. Forstl. Versuchs-<br>anstalt, Uh. Hradiste |
| Opcno<br>(Sudeten)       | 350               | Tsch. Forstl. Versuchs-<br>anstalt, Uh. Hradiste |
| Molln<br>(NO-Alpen)      | 1000              | Forstl. Bundesversuchs-<br>anstalt, Wien         |
| Vintschgau<br>(Südtirol) | 900-1300          | Forst- und Gehölzsamen,<br>Fa. Conrad Appel      |
| Mustair<br>(Graubünden)  | 1350              | Institut für Genetik,<br>ETH Zürich              |
| Simplon<br>(Wallis)      | 1500              | Institut für Genetik,<br>ETH Zürich              |

Tab. 8: Für Monoterpenuntersuchungen beerntete Provenienzen.

#### 2.3.2.2 Vorbereiten der Proben

Von den sechs Monate alten Sämlingen wurden Anfang Oktober 1988 von zwölf Individuen jeder Herkunft jeweils zehn Primärnadeln geerntet. Aus den zehn Nadeln eines Sämlings wurde je ein Chromatogramm erstellt. Die Proben wurden bis zum Gebrauch wenige Tage in Plastiktüten im Gefrierschrank (-25°C) gelagert. Zur Analyse wurden die Nadeln in gasdichte Probengefäße (2 ml, Fa. Zinser Analytic) gegeben, die mit Dichtungsgummi und Schraubkappe verschlossen waren, und diese sechs Minuten in einem Wärmeschrank bei 100°C erhitzt. Mit einer Gasspritze (Fa. Chrompack) wurden 1,5 ml des Luft-Terpen-Gemischs entnommen und in den Gaschromatographen eingegeben.

### 2.3.2.3 Untersuchungsbedingungen

Die gaschromatographischen Analysen wurden mit einem Packard Gaschromatographen Modell 427 durchgeführt. Säulenbeschickung und Einstellung des Geräts waren wie folgt:

|                             |                                     |
|-----------------------------|-------------------------------------|
| Säule                       | WCOT Fused Silica<br>CP - Sil 19 CB |
| Strömungsgeschwindigkeiten: |                                     |
| Trägergas (N <sub>2</sub> ) | 50 ml/min                           |
| Wasserstoff                 | 100 ml/min                          |
| Luft                        | 100 ml/min                          |
| Temperaturen:               |                                     |
| Einspritzblock              | 200° C                              |
| Säule                       | 75° C                               |
| FID                         | 210° C                              |

### 2.3.2.4 Identifikation der Komponenten

An den Gaschromatographen war ein elektronischer Digitalintegrator (Fa. Varian) angeschlossen. Die Werte für die einzelnen Komponenten des Terpengemisches wurden in Prozent des Gesamtvolumens wiedergegeben. Die Identifikation der Peaks erfolgte anhand von Vergleichschromatogrammen reiner Substanzen und der entsprechenden Retentionszeiten. Um Fehlerquellen auszuschließen, wurden nur solche Fraktionen in die Berechnung aufgenommen, die im Mittel aller Provenienzen einen Wert von mindestens 0,5% erreichten.

## 2.4 Statistische Verfahren

### 2.4.1 Univariate Statistik

#### 2.4.1.1 U-Test

Der U-Test prüft die Mediane (mittlere der aufsteigend geordneten Werte einer Meßreihe) zweier nicht normalverteilter Häufigkeitsverteilungen auf signifikante Unterschiede (LIENERT, 1973).

#### 2.4.1.2 Varianzanalyse

Die Fragestellung ist ähnlich wie beim t-Test oder beim nichtparametrischen U-Test. Bei der Varianzanalyse können jedoch mehr als zwei Mittelwerte darauf untersucht werden, ob zwischen ihnen gesicherte Unterschiede bestehen.

#### 2.4.1.3 Regressionsanalyse

Die Regressionsanalyse stellt eine funktionale Beziehung zwischen einer abhängigen und einer unabhängigen Variablen her. Dadurch wird die Schätzung der Zielgröße aus der Einflußgröße ermöglicht. Die wichtigste Maßzahl einer Regression ist das Bestimmtheitsmaß. B. Als Gütemaß gibt es an, wie stark der Einfluß der unabhängigen auf die abhängige Variable ist.

### 2.4.2 Multivariate Statistik

Das grundlegende Verfahren zur Vereinfachung multivariater Zusammenhänge besteht bei Cluster- und Diskriminanzanalyse darin, eine Vielzahl von Variablen auf einen einzigen Wert zu verdichten.

Die Clusteranalyse ist ein Verfahren zur Gruppenbildung, wobei eine Anzahl ungegliederter Objekte (z.B. Personen, Standorte, Populationen) in möglichst homogene Gruppen (Cluster) aufgeteilt wird. Ein wesentliches Merkmal der Clusteranalyse ist die Heranziehung und Gleichbehandlung aller Variablen, egal welchen Beitrag sie zur Clusterbildung leisten.

Im Gegensatz dazu prüft die Diskriminanzanalyse a priori vorgegebene Gruppen auf Unterschiede und bestimmt diejenigen Variablen, welche am meisten zur Gruppentrennung beitragen. Die Diskriminanzanalyse kann außerdem Material unbekannter oder zweifelhafter Gruppenzugehörigkeit aufgrund seiner Merkmalsausprägung bereits bekannten Gruppen zuordnen (BACKHAUS et al., 1987). Durch Nachschaltung der Diskriminanzanalyse an eine Clusteranalyse übt sie eine gewisse Korrekturfunktion aus (PIRKTL, 1983).

Einzelne wichtige, wenig geläufige Termini beider Analysen werden zum besseren Verständnis im Kontext mit den Ergebnissen erläutert.

#### 2.4.2.1 Clusteranalyse

Das Prinzip der Informationsverdichtung wird durch Berechnung eines Distanzmaßes zwischen je zwei Objektpaaren verwirklicht. Im zweiten Schritt werden die Objekte mit Hilfe eines Verknüpfungsverfahrens so zusammengefaßt, daß sich Objekte mit "weitgehend übereinstimmenden Eigenschaftsstrukturen in einem Cluster wiederfinden" (BACKHAUS et al., 1987).

Aus der Vielzahl der Verfahren wurde das von WARD ausgewählt, "weil es in den meisten Fällen sehr gute Partitionen findet und die Elemente richtig zuordnet" (BERGS, 1981, nach BACKHAUS et al., 1987). Das hierbei verwendete Distanzmaß ist die quadrierte Euklidische Distanz (DEICHSEL und TRAMPISCH, 1985). Das WARD-Verfahren ist dadurch charakterisiert, daß Objekte vereinigt werden, die die Varianzzunahme in einem Cluster minimieren. Das hat zur Folge, daß möglichst homogene Cluster gebildet werden (BACKHAUS et al., 1987).

Zu den Isoenzymanalysen wurde noch ein zweites Clusterverfahren, das single-linkage, durchgeführt. Als Distanzmaß ist hierzu ebenso die quadrierte Euklidische Distanz zu verwenden (NORUSIS, 1986). Besonderes Charakteristikum des single-linkage-Verfahrens im Unterschied zum WARD-Verfahren ist die Eignung der Methode, Ausreißer zu erkennen (PIRKTL, 1981).

#### 2.4.2.2 Diskriminanzanalyse (dargestellt nach BACKHAUS et al., 1987)

Kernstück der Diskriminanzanalyse und Realisierung der Informationsverdichtung ist die Diskriminanzfunktion:

$$Y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_n x_n$$

mit:  $b_i$  = Diskriminanzkoeffizient ( $i = 1, 2, \dots, n$ )

$x_i$  = Mittelwert der Merkmalsvariable  $i$  (z.B. Allelhäufigkeit) der Elemente einer Gruppe

$b_0$  = Konstante.

Die Diskriminanzvariable  $Y$  (Centroid) stellt die komprimierte Information der (zur Gruppentrennung beitragenden) Variablen einer Gruppe dar. Ziel ist es, die Diskriminanzkoeffizienten ( $b_1 \dots b_n$ ) so zu wählen, daß die Differenz oder Distanz  $U$  der Centroide zweier Gruppen ( $\bar{Y}_a, \bar{Y}_b$ )

$$U = \bar{Y}_a - \bar{Y}_b$$

maximal wird, um eine bestmögliche Unterscheidung von Gruppen zu erreichen. Die Distanz wird dann maximal, wenn auch der Quotient

$$f = \frac{\text{Streuung zwischen den Gruppen}}{\text{Streuung innerhalb der Gruppen}}$$

größtmöglich ist. Der Maximalwert von  $f$  wird als Eigenwert bezeichnet und ist ein Maß für die Trenngüte der Diskriminanzfunktion. Im Falle von  $n$  Gruppen werden maximal  $n-1$  Diskriminanzfunktionen gebildet.

#### 2.4.3 Voraussetzungen der Analysen

Die meisten statistischen Tests setzen Anwendungsbedingungen voraus.

- Den Erfordernissen des U-Tests wird durch gleiche Verteilungen entsprochen.
- Die Clusteranalyse ist ohne Anforderung an Varianz und Verteilung der Variablen.

- Die Voraussetzung der annähernden Normalverteilung der Daten bei den parametrischen Tests (Regressions-, Varianz- und Diskriminanzanalyse) war in allen Fällen weitgehend erfüllt (Prüfung mit normal-probability-plots).
- Bei Varianz- und Diskriminanzanalyse wird als zweite, ungleich wichtigere Voraussetzung die Gleichheit der Gruppenvarianzen gefordert (PRUSCHA, mündl. Mitt.). Da dies in der Praxis aber häufig nicht der Fall ist, bestehen für beide Analysen alternative Methoden, die diese Bedingung nicht erfordern (pooled within group variance). Im Bedarfsfall wurde davon Gebrauch gemacht.

#### 2.4.4 Verwendete Programme

Mit Ausnahme der U-Tests wurden alle Statistiken mit Hilfe von Computerprogrammen ausgeführt (Tab. 9).

| Analyse                             | Programm          | Quelle        |
|-------------------------------------|-------------------|---------------|
| Regressionsanalyse<br>(nichtlinear) | BMDP PAR          | DIXON, 1985   |
| Varianzanalyse                      | BMDP 7D           | DIXON, 1985   |
| Clusteranalyse                      | SPSS cluster      | NORUSIS, 1986 |
| Diskriminanzanalyse                 | SPSS discriminant | NORUSIS, 1986 |

Tab. 9: Angewandte statistische Analysen mit Programmen

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Untersuchungen zur Stomata-Verteilung

##### 3.1.1 Relative Stomatareihenlängen verschiedener Provenienzen am gleichen Standort

In Abbildung 7 sind die Häufigkeitsverteilungen über den in zehn Klassen eingeteilten 520 RSR-Werten einer jeden Provenienz aufgetragen. Je weiter rechts und höher der Gipfel einer Verteilung liegt, desto häufiger kommen hohe RSR und damit lange Stomatareihen vor, je weiter links er sich befindet, desto weniger Schließzellen sind vorhanden.

Im Überblick fallen starke Verteilungsunterschiede auf, extrem links- und rechtsgipfelige, sowie Übergangsformen kommen vor. Die Streuung ist hoch, innerhalb jeder Herkunft findet man RSR-Werte aller Klassen. Die mittlere RSR schwankt zwischen 0,05 bei der polnischen Provenienz *Mala Wies* und 0,79 bei der französischen Westalpenprovenienz *Embrun*. Relativ hoch liegen die Mediane der übrigen Alpenherkünfte (0,46-0,62), die der Tatra- und Sudetenpopulationen dagegen nur zwischen 0,15 und 0,47. Erwähnung verdient, daß sich die RSR-Häufigkeitsverteilungen der Einzelbaumherkünfte *Blühnbachtal*, *Jägerndorf* und *Smokovce* in der Streubreite nicht von denen anderer Herkünfte unterscheiden.

Als Fazit kann eine beträchtliche Variation der RSR-Mediane und der Verteilung zwischen verschiedenen Herkunftsn festgehalten werden, die unter gleichen Umweltbedingungen als herkunftsbedingt angesehen werden muß.

##### 3.1.2 Relative Stomatareihenlängen gleicher Provenienzen an verschiedenen Standorten

Abbildung 8 gibt die RSR-Verteilungen und Mediane identischer Provenienzen an verschiedenen Standorten wieder. Die Prüfung auf Gleichheit der Mediane erfolgte mit dem U-Test. Gute Übereinstimmung der Häufigkeitsverteilungen sowie geringe, nicht signifikante Medianunterschiede lassen den Schluß auf Umweltunabhängigkeit und damit auf weitgehende genetische Kontrolle des Merkmals RSR zu.

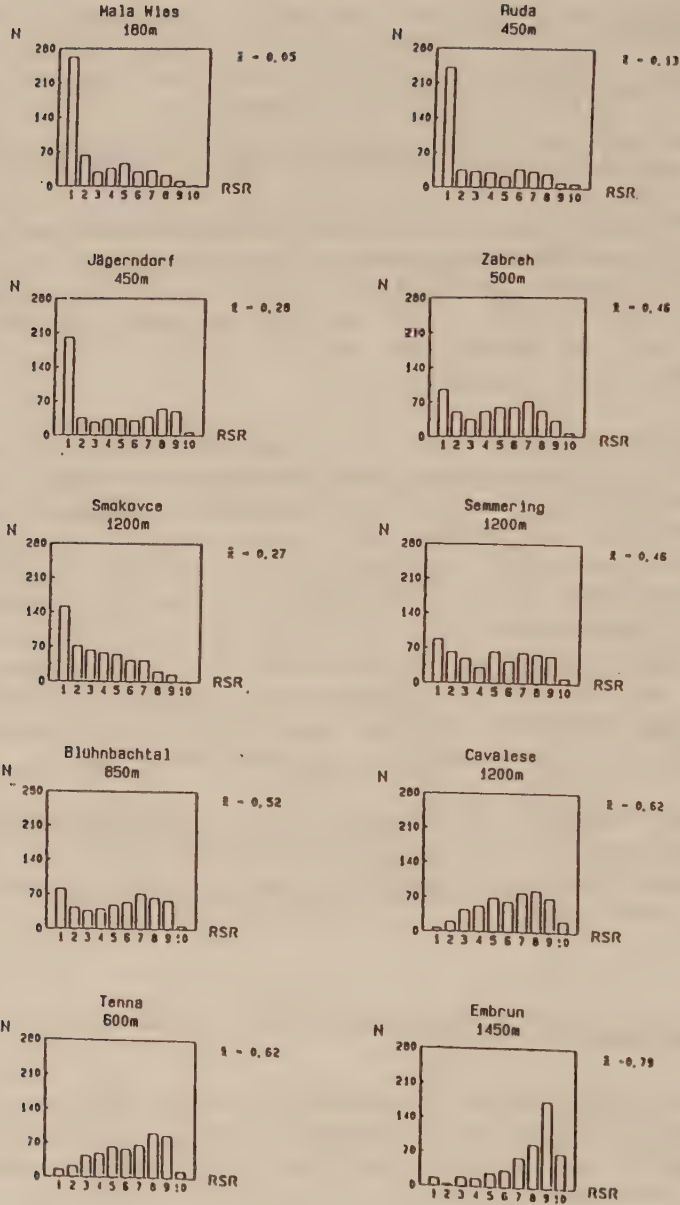


Abb. 7: Relative Stomatareihenlängen (RSR) verschiedener Provenienzen am gleichen Standort. N=absolute Häufigkeit. RSR 1=0,0-0,10; 2=0,11-0,20; ...; 10=0,91-1,0.

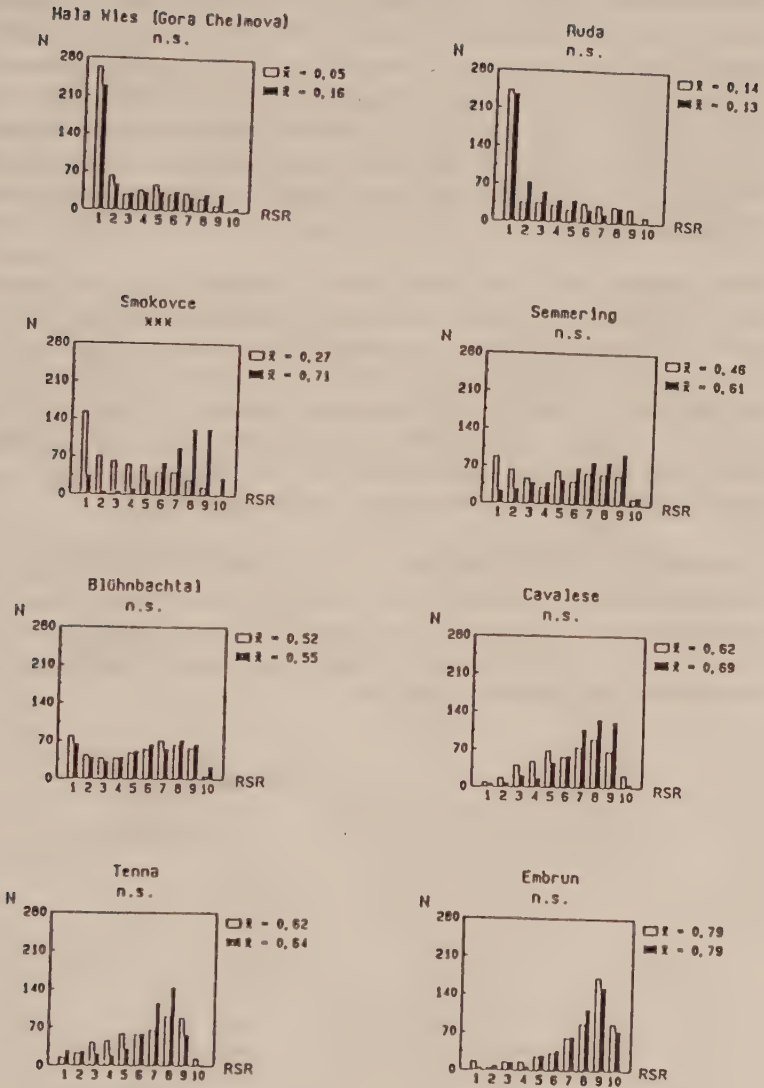


Abb. 8: Relative Stomatareihenlängen (RSR) gleicher Provenienzen an verschiedenen Standorten. Weiße Balken = Provenienzversuch, schwarze Balken = natürliches Areal. n.s.=nicht signifikant; \*\*\*=hoch signifikant. N=absolute Häufigkeit. RSR 1=0,0-0,10; 2=0,11-0,20; ...; 10=0,91-1,0.

Eine Ausnahme bildet die Herkunft *Smokovce* mit hoch signifikantem Mittelwertsunterschied der Mediane an verschiedenen Standorten. Während im Herkunftsversuch Individuen mit Nadeln geringer Stomatareihenlänge dominieren, verhält es sich im natürlichen Areal umgekehrt. Als Ursache wird der Einzelbaumabsaatcharakter der Herkunft vermutet, die zu nicht repräsentativen Werten im Provenienzversuch führt. Der Wert von 0,71 als Median einer größeren Stichprobe von 13 Individuen des autochthonen Bestandes erscheint verbindlich.

Einen Hinweis zur Richtigkeit dieser Vermutung gibt der Blick auf die Variation der Einzelbaummediane innerhalb dieser Provenienz (Abb. 9). Deutlich fällt die Ausnahmestellung von Baum Nr.13 mit einem Median von 0,05 auf, während alle anderen Bäume Mediane zwischen 0,51 und 0,87 aufweisen. Würden allein die Halbgeschwister eines solchen Mutterbaumes die Herkunft *Smokovce* in einem Provenienzversuch repräsentieren, so erschiene eine Verzerrung des Populationsdurchschnitts leicht möglich.

Anzumerken ist aber, daß im Fall der zweiten Einzelbaumherkunft *Blühnbachtal* mit Medianen von 0,52 und 0,55 an den beiden Standorten nur eine sehr geringe Abweichung zu verzeichnen ist. Scheinbar wurde ein Baum beerntet, dessen RSR dem Durchschnitt einer Population zufällig sehr nahe kam.

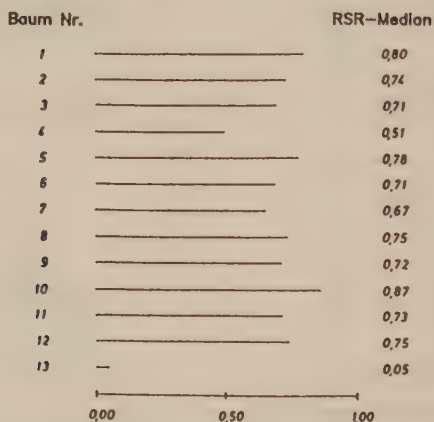


Abb. 9: Einzelbaummediane der Herkunft *Smokovce*.

### 3.1.3 Relative Stomatareihenlängen autochthoner alpiner Provenienzen

Die RSR-Häufigkeitsverteilungen und Mediane der weiteren fünf alpinen Populationen sind in Abbildung 10 dargestellt. Die Mittelwerte liegen zwischen 0,70 und 0,83 und damit im Vergleich zu außeralpinen Herkunftsn (Abb. 7) relativ hoch. Zu beobachten ist auch das Anwachsen des RSR-Mittels mit zunehmender Höhenlage. Graphisch ist dies gut erkennbar an der Verschiebung der Maxima nach rechts.

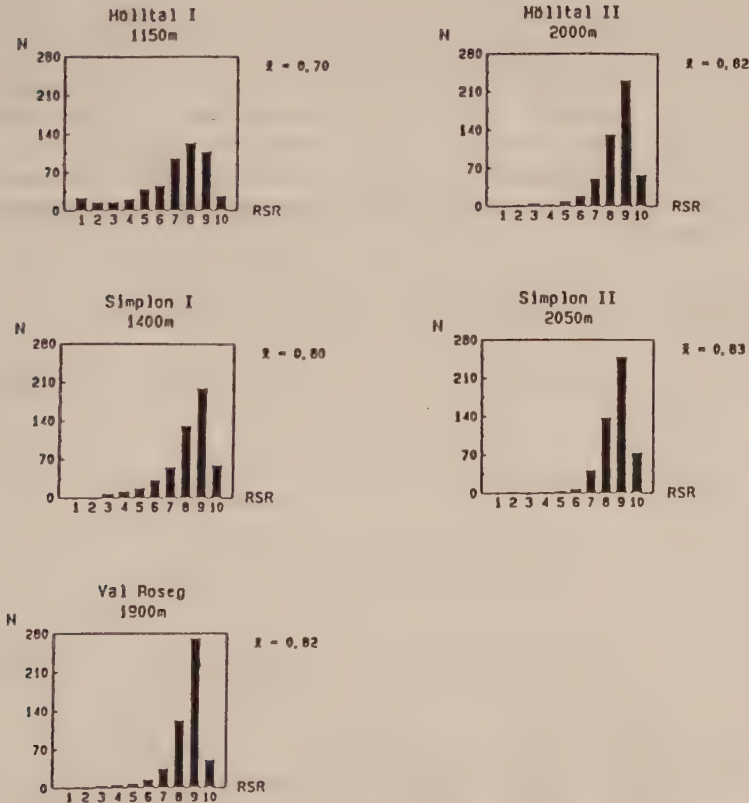


Abb. 10: Relative Stomatareihenlängen (RSR) autochthoner alpiner Provenienzen. N=absolute Häufigkeit. RSR 1=0,0-0,10; 2=0,11-0,20; ...; 10=0,91-1,0.

Parallel dazu vollzieht sich eine auffällige Abnahme der Varianz des Merkmals mit zunehmender Meereshöhe. Populationen der alpinen Baumgrenze wie *Mölltal II*, *Simplon II* oder *Val Roseg* besitzen gegenüber Herkunftsn aus weniger rauher Umwelt eine wesentlich eingeschränkte Streubreite der RSR.

### 3.1.4 Regression zwischen der Höhenlage einer Provenienz und mittlerer relativer Stomatareihenlänge

Im Koordinatensystem der Abbildung 11 sind die RSR-Mediane (als Prozentwerte) aller untersuchter Provenienzen über deren Höhenlage aufgetragen. Existieren von einer Herkunft zwei Mediane (aus dem Provenienzversuch Rothenbuch und aus dem natürlichen Areal), so wurde nur der des autochthonen Bestandes ins Achsenkreuz aufgenommen. Bei der Herkunft *Ruda*, wo RSR-Mediane aus zwei Provenienzversuchen vorlagen (0,13 bzw. 0,15), wurde das arithmetische Mittel der beiden berechnet. Von den beiden polnischen Herkunftsn *Mala Wies* und *Gora Chelmona* fanden beide Mediane Niederschlag in den Koordinaten.

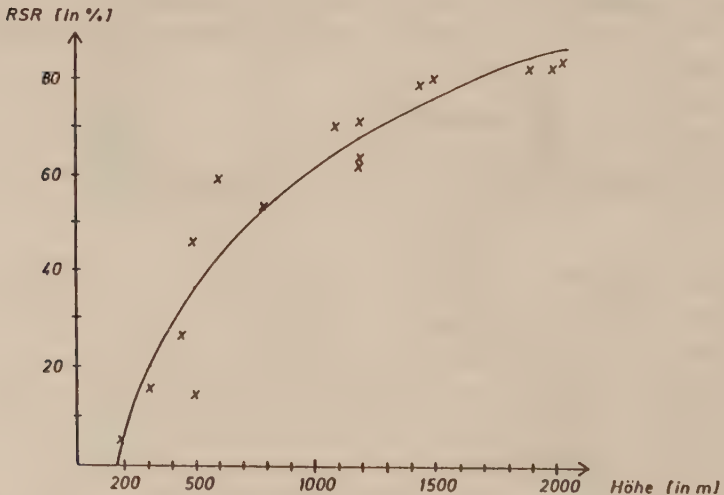


Abb. 11: Regression zwischen der Höhenlage einer Provenienz und mittlerer relativer Stomatareihenlänge.

Die Punktwolke zeigt mit zunehmender Höhe eine aufsteigende Tendenz. Die nichtlineare Regression

$$y = -183,3 + 35,4 \cdot \ln x$$

mit  $y$  = RSR-Median einer Population  
 $x$  = Höhenlage einer Population

gibt den Zusammenhang der Variablen am besten wieder. Sie ist als abflachende Kurve in das Koordinatensystem eingetragen. Als Bestimmtheitsmaß wurde ein Wert von 0,896 berechnet. Das heißt, daß knapp 90% der Varianz der RSR-Mediane durch die Höhenlage der Provenienzen erklärt werden und nur 10% auf unbekannte Einflußfaktoren zurückzuführen sind. Nur zwei Herkünfte (*Tenna* und *Ruda*) weichen mit 16 bis 22 Prozentpunkten stark von den berechneten RSR-Werten ab.

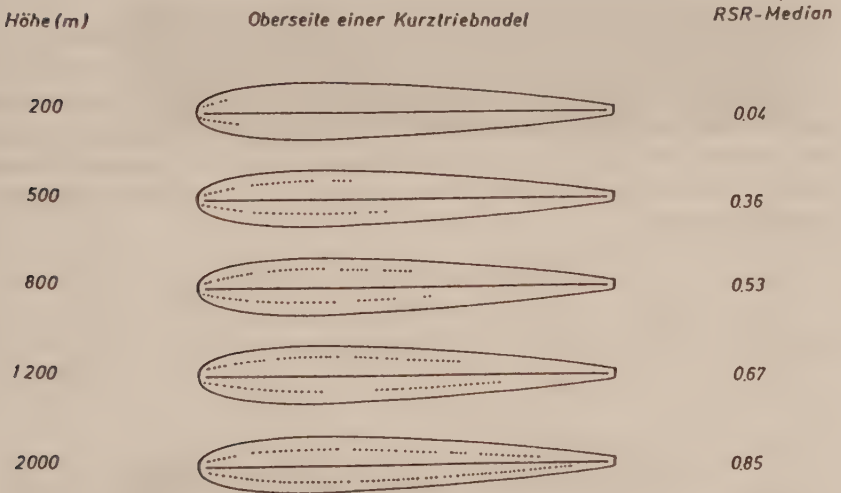


Abb. 12: Oberseiten von LärchenkurztriebnaDELn aus fünf verschiedenen Höhenstufen.

Die Kurve steigt bei geringen Höhenwerten rasch an und flacht mit zunehmender Höhe ab. Alle polnischen und sudetischen Provenienzen besitzen RSR-Mediane unter 0.5 (50%), alle Alpenprovenienzen Werte darüber. Die Provenienz *Smokovce* aus der Hohen Tatra liegt mit ihrem tatsächlichen und errechneten RSR-Median im Feld der Alpenlärchen.

Erneut sei betont, daß es sich hier um Populationsmittelwerte handelt. Werte von Einzelbäumen können trotzdem einer starken Schwankung unterliegen.

Zur Veranschaulichung der Ergebnisse sind in Abbildung 12 repräsentative Kurztriebnadeloberseiten für fünf verschiedene Höhenstufen dargestellt. Die Zunahme der Stomatareihenlänge bei Zunahme der Höhe ist gut zu erkennen.

### 3.1.5 Zusammenfassung

Lärchenherkünfte aus verschiedenen Höhenstufen unterscheiden sich in der relativen Länge ihrer Schließzellenreihen auf der Oberseite von Kurztriebnadeln. Es handelt sich um ein umweltstabiles und damit genetisch verankertes Merkmal. Provenienzen aus tiefen Lagen des Areals besitzen kurze, Hochlagenprovenienzen hingegen lange Reihen von Spaltöffnungen. Die Zunahme mit der Höhe erfolgt logarithmisch.

### 3.2 Isoenzymanalysen

#### 3.2.1 Genetische Analyse

##### 3.2.1.1. Glutamat- (GDH) und Isozitratdehydrogenase (IDH) (Abb. 13 u. 14)

Die Zymogramme des GDH-Enzymsystems bestehen aus einer einzigen, stets gleich mobilen und gleich stark gefärbten Bande (Abb. 19, 1). Es liegt somit ein Genlocus mit einem Allel zugrunde. Ein solcher Genlocus wird als monomorph bezeichnet.

Monomorphe GDH Loci wurden ferner bei *L. laricina* (CHELIAK und PITEL, 1985) und bei *L. occidentalis* (FINS und SEEB, 1986) beschrieben.

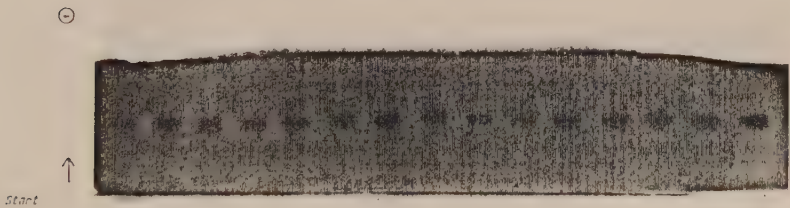


Abb. 13: Zymogramme des GDH-Enzymsystems.

Die IDH-Zymogramme zeigen ebenso wie GDH keine Variation (Abb. 19, 2). Ein monomorpher Locus codiert, wie auch bei *L. laricina* (CHELIAK und PITEL, 1985) und *L. occidentalis* (FINS und SEEB, 1986) nur eine Bande.

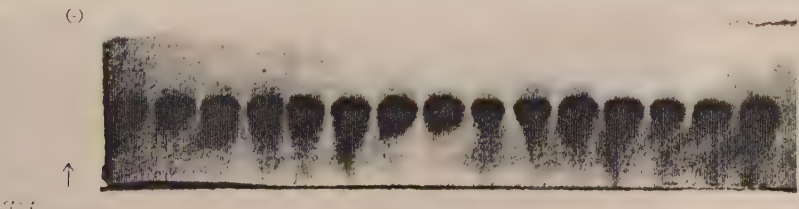


Abb. 14: Zymogramme des IDH-Enzymsystems.

### 3.2.1.2 Glucose-6-Phosphatdehydrogenase (G6PDH) (Abb. 15)

Das G6PDH-Enzymsystem besitzt 3 Allele, die ihren Ausdruck in drei alternativ vorkommenden Banden unterschiedlicher Mobilität finden (Abb. 19 ,3). Dieselbe genetische Basis liegt bei *L. laricina* (CHELIAK und PITEL, 1985) vor.

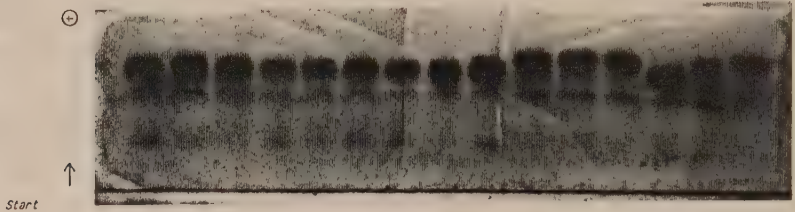


Abb. 15: Zymogramme des G6PDH-Enzymsystems.

### 3.2.1.3 6-Phosphogluconatdehydrogenase (6PGDH) (Abb. 16)

Drei verschiedene, einander ausschließende Phänotypen (zwei Einzel- und eine Doppelbande) erscheinen in den Zymogrammen von 6PGDH (Abb. 19 ,4). Als genetische Grundlage wird ein Genlocus mit drei Allelen postuliert, wobei die konstant wiederkehrende Doppelbande als sekundäres Isoenzym aufgefaßt werden kann.

Bei *L. laricina* (CHELIAK und PITEL, 1985) wird ein Locus mit zwei Allelen, bei *L. occidentalis* (FINS und SEEB, 1986) werden zwei Loci mit je drei Allelen beschrieben.

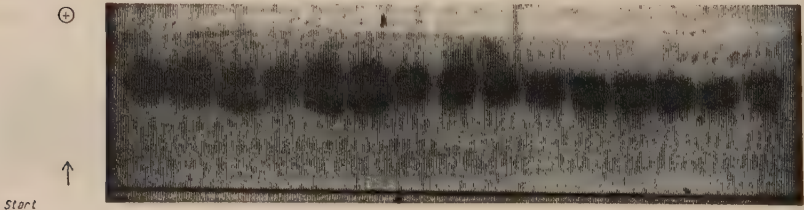


Abb. 16: Zymogramme des 6PGDH-Enzymsystems.

### 3.2.1.4 Shikimatdehydrogenase (SKDH) (Abb. 17)

Die Bandenmuster des SKDH-Enzymsystems lassen eine obere, schwach gefärbte Bandenreihe und eine untere Reihe mit stärker gefärbten Banden erkennen. Die der Kathode nähere (SKDH-A) Zone ließ wegen ihrer schwachen Auflösung keine Auswertung zu. Die der Anode nähere Zone (SKDH-B) offenbarte sechs verschiedene Varianten (Abb. 19 ,5), fünf alternativ erscheinende Banden unterschiedlicher Mobilität und ein Enzym ohne Aktivität. Als genetische Basis werden sechs Allele, davon ein Null-Allel unterstellt.

Mit Ausnahme je eines Klon bei europäischer und japanischer Lärche (BERGMANN und RUETZ, 1987) fehlen weitere Analysen von SKDH bei Larix.

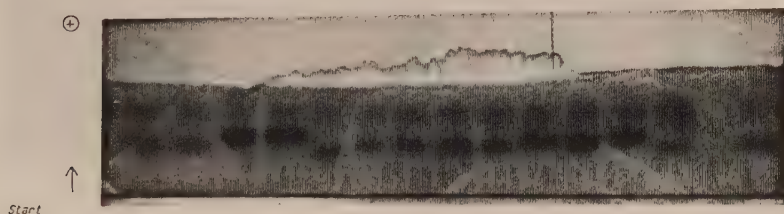


Abb. 17: Zymogramme des SKDH-Enzymsystems.

### 3.2.1.5 Malatdehydrogenase (MDH) (Abb. 18)

Jedes Zymogramm von MDH besteht aus dichtgedrängten Bandenmustern mit fünf Farbzonen. Hinweise zur Aufklärung des ihr zugrundeliegenden Genotyps liefert eine Übersicht über das MDH-Enzymsystem bei Koniferen von EL-KASSABY (1981). Dieses Enzymsystem ist durch die Bildung eines Heterodimer charakterisiert. Es entsteht aus der Interaktion zweier Isoenzyme und hat die Entstehung einer Hybridbande zwischen den Banden zweier Loci zur Folge. Die fünf Banden, die pro Endosperm sichtbar werden, werden nur von vier Allelen ebensovieler Genloci codiert, wobei das Heterodimer zwischen MDH-B und MDH-C entsteht.

Genlocus MDH-A ist polymorph mit drei Allelen (Abb. 19 ,6), MDH-B ist monomorph (Abb. 19 ,7). Das Bandenmuster von MDH-C konnte wegen Banden mit meist ungenügender Auflösung nicht weiter ausgewertet werden. MDH-D ist wiederum polymorph mit drei Allelen (Abb. 19 ,8). Alle Allele des MDH Enzymsystems manifestieren sich in je einer Bande.

Vier MDH-Loci werden auch bei einer Vielzahl anderer Nadelhölzer beschrieben (BERGMANN, 1988; ERNST et al., 1987; MERKLE und ADAMS, 1987; WHEELER et al., 1983; YEH et al., 1985; YEH und LAYTON, 1979). Seltener wird eine von vier abweichende Zahl angegeben (LUNDKVIST, 1979; MORAN und BELL, 1987; RUDIN und EKBERG, 1977).



Abb. 18: Zymogramme des MDH-Enzymsystems.

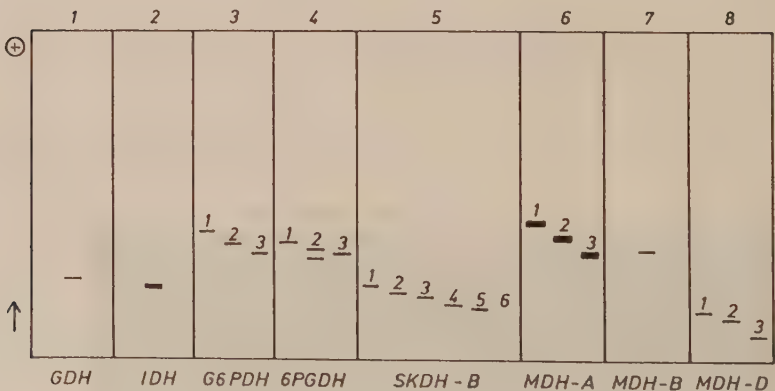


Abb. 19: Allele aller interpretierbarer Enzymsysteme.

| Allele                                     | P O L E N - S U D E T E N - T A T R A |              |       |              |        |               |  | A L P E N           |              |               |        |               |
|--------------------------------------------|---------------------------------------|--------------|-------|--------------|--------|---------------|--|---------------------|--------------|---------------|--------|---------------|
|                                            | Mala<br>Wies                          | Lysa<br>Gora | Ruda  | Sude-<br>ten | Zabreh | Smoko-<br>vce |  | Pfritsch<br>I<br>II | Cava<br>lese | Vint.-<br>gau | Embrun | Ost-<br>alpen |
| G8PDH-1<br>-2<br>-3                        | 0,072                                 | 0,319        | 0,264 | 0,320        | 0,179  | 0,256         |  | 0,408               | 0,378        | 0,497         | 0,297  | 0,429         |
|                                            | 0,507                                 | 0,500        | 0,659 | 0,524        | 0,669  | 0,611         |  | 0,396               | 0,346        | 0,441         | 0,389  | 0,469         |
|                                            | 0,421                                 | 0,181        | 0,077 | 0,156        | 0,152  | 0,133         |  | 0,196               | 0,276        | 0,062         | 0,314  | 0,102         |
| 6PGDH-1<br>-2<br>-3                        | 0,094                                 | 0,069        | 0,063 | 0,072        | 0,025  | 0,067         |  | 0,017               | 0,038        | 0,082         | 0,292  | 0,182         |
|                                            | 0,194                                 | 0,171        | 0,152 | 0,231        | 0,198  | 0,139         |  | 0,106               | 0,055        | 0,076         | 0,202  | 0,091         |
|                                            | 0,712                                 | 0,760        | 0,785 | 0,697        | 0,777  | 0,794         |  | 0,877               | 0,907        | 0,842         | 0,506  | 0,727         |
| SKDH-B1<br>-B2<br>-B3<br>-B4<br>-B5<br>-B6 | 0,196                                 | 0,049        | 0,047 | 0,007        | 0,033  | -             |  | -                   | 0,021        | -             | -      | -             |
|                                            | 0,021                                 | 0,090        | 0,224 | 0,171        | 0,171  | 0,183         |  | 0,374               | 0,237        | 0,249         | 0,185  | 0,279         |
|                                            | 0,203                                 | 0,153        | 0,208 | 0,173        | 0,176  | 0,222         |  | 0,201               | 0,142        | 0,207         | 0,172  | 0,186         |
|                                            | 0,573                                 | 0,652        | 0,514 | 0,649        | 0,620  | 0,545         |  | 0,425               | 0,621        | 0,523         | 0,643  | 0,512         |
|                                            | -                                     | 0,021        | -     | -            | -      | 0,033         |  | -                   | -            | -             | -      | 0,023         |
|                                            | 0,007                                 | 0,035        | 0,007 | 0,007        | -      | 0,017         |  | -                   | -            | 0,007         | -      | -             |
| MDH-A1<br>-A2<br>-A3                       | 0,145                                 | 0,069        | 0,014 | 0,014        | 0,153  | 0,100         |  | -                   | -            | 0,021         | -      | -             |
|                                            | 0,855                                 | 0,931        | 0,986 | 0,986        | 0,847  | 0,883         |  | 1,000               | 1,000        | 0,979         | 1,000  | 1,000         |
|                                            | -                                     | -            | -     | -            | -      | 0,017         |  | -                   | -            | -             | -      | -             |
| MDH-D1<br>-D2<br>-D3                       | -                                     | -            | -     | 0,007        | -      | -             |  | -                   | -            | 0,049         | 0,014  | 0,040         |
|                                            | 1,000                                 | 1,000        | 1,000 | 0,971        | 1,000  | 1,000         |  | 1,000               | 1,000        | 0,923         | 0,972  | 0,900         |
|                                            | -                                     | -            | -     | 0,022        | -      | -             |  | -                   | -            | 0,028         | 0,014  | 0,060         |

Tab. 10: Allelhäufigkeiten der Provenienzen.

### 3.2.2 Allelhäufigkeiten der Provenienzen

Tabelle 10 enthält die Allelfrequenzen der interpretierbaren polymorphen Genloci für jede Provenienz. Es fällt eine mitunter erhebliche Variation der Genfrequenzen zwischen den Herkünften auf. Die Unterschiede sind hauptsächlich quantitativer Natur. Qualitative Unterschiede, das heißt Vorkommen eines Allels bei einer Provenienz bei gleichzeitigem Fehlen in einer anderen, bestehen nur bei relativ seltenen Genen. Zur Analyse der Vielzahl an enthaltener Information bedarf es der multivariaten Statistik.

### 3.2.3 Multivariate Statistik

#### 3.2.3.1 Clusteranalyse

Im Anhalt an die Allelhäufigkeiten der Tabelle 10 wurde eine Clusteranalyse durchgeführt. In Abbildung 20 ist das Gruppierungsergebnis nach dem WARD-Verfahren in Form eines Dendrogrammes dargestellt. Für jeden Verknüpfungsschritt (1-11) ist ein relatives Distanzmaß angegeben. Je kleiner dieser Wert ist, desto ähnlicher sind die Gruppen.

Deutlich zeichnen sich zwei große Cluster ab. In einen befinden sich die östlichen Provenienzen aus dem sudetischen, polnischen und dem Tatraareal, im anderen alle Alpenherkünfte. An der Größe des Distanzmaßes beim letzten Verknüpfungsschritt einer jeden Gruppe (0,48 bzw. 0,69) läßt sich die stärkere Differenzierung der Alpenprovenienzen im Vergleich zu den osteuropäischen ablesen.

Das Gruppierungsdendrogramm des single-linkage Clusterverfahrens zeigt Abbildung 21. Es ergibt sich eine der Methode WARD sehr ähnliche Clusterung mit zwei Gruppen, nur mit dem Unterschied, daß entsprechend dem Charakteristikum dieser Methode, tatsächlich in beiden Gruppen ein Ausreißer identifiziert wird. Dies sind die Provenienzen *Mala Wies* und *Embrun*.

Der Blick auf die Allelfrequenzen in Tabelle 10 erklärt das Zustandekommen dieser Gruppierung. Die Provenienz *Mala Wies* liegt mit Ausnahme der Allele G6PDH-3 und SKDH-B1, die hier sehr häufig

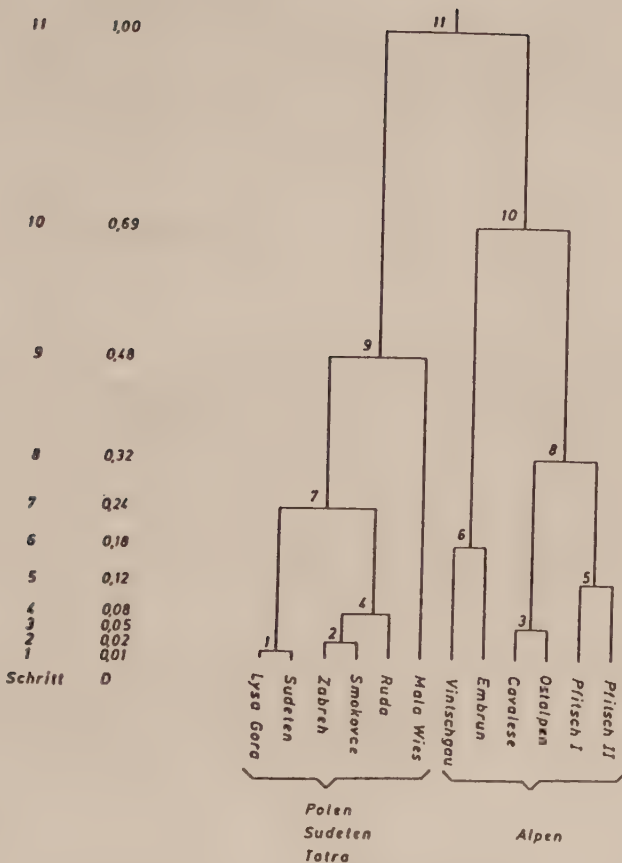


Abb. 20: Dendrogramm der Clusteranalyse (WARD-Verfahren). D=Distanz.

vorkommen, im Rahmen der Ostrassen. Sie wird wegen dieser beiden Allele als Ausreißer aus dieser Gruppe ausgeschlossen. Ähnlich, aber nicht so stark ausgeprägt, verhält es sich bei der Herkunft *Embrun* bezüglich der beiden Allele 6PGDH-3 und G6PDH-3.

Auch im WARD-Dendrogramm (Abb. 20) wird der Ausreißercharakter der Provenienz *Mala Wies* angedeutet; dagegen ist die Herkunft *Embrun* als solcher nicht erkennbar.

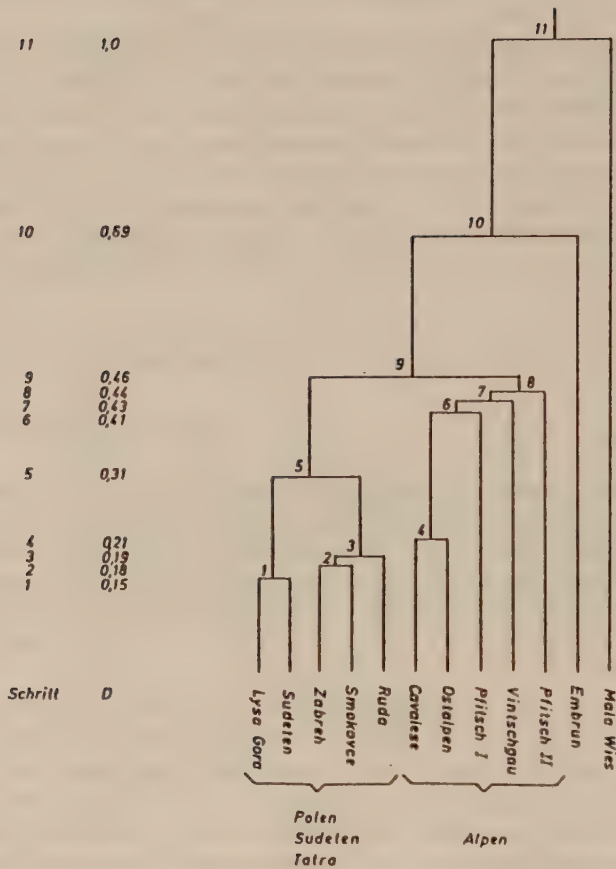


Abb. 21: Dendrogramm der Clusteranalyse (single-linkage-Verfahren). D=Distanz.

Beim single-linkage Verfahren wird die abweichende Häufigkeit eines einzelnen Allels herausgehoben, dagegen erhalten sie beim WARD-Verfahren weniger Gewicht.

Der Vorteil der Anwendung zweier Clusterverfahren liegt in der besseren Transparenz der zugrundeliegenden Daten. Dieses Beispiel verdeutlicht auch, daß die Clusteranalyse "keine endgültigen Lösungen" anbietet, sondern daß durch die Anwendung mehrerer

Methoden ein optimales Verständnis der Ergebnisse erreicht wird (DEICHSEL und TRAMPISCH, 1985).

Grundsätzlich ist hervorzuheben, daß aus der Kombination beider Clusterverfahren sowohl die Zwei-Gruppen-Trennung Alpen- und osteuropäische Provenienzen als auch eine Differenzierung innerhalb jeder Gruppe erkennbar wird.

### 3.2.3.2 Diskriminanzanalyse

#### 3.2.3.2.1 Zwei Gruppen

Entsprechend dem Ergebnis der Clusteranalyse (WARD-Verfahren) wurden zur Diskriminanzanalyse zwei a priori Gruppen, Alpen- und osteuropäische Herkünfte gebildet. Die Diskriminanzanalyse wählte von den 18 vorhandenen Allelen fünf für die Diskriminanzfunktion aus, die zusammen die beste Gruppentrennung bewirken. Die restlichen Allele leisten entweder keinen Beitrag zur Trennung, oder der Informationsgewinn durch ihren Einbezug in die Funktion liegt unter einem vorgegebenen Schwellenwert ( $f\text{-to-enter}=4,0$ ).

Die Trennkraft dieser fünf Variablen ist in Tabelle 11 quantifiziert. Je höher der absolute Wert der standardisierten Diskriminanzkoeffizienten einer Variablen, desto größer ist ihr Anteil an der Gruppendifferenzierung. Daraus geht hervor, daß das Allel SKDH-B2 die Alpen- von den osteuropäischen Lärchen am besten trennt. Es folgen G6PDH-2 bis MDH-A3.

| Variable | standardisierter<br>Diskriminanzkoeffizient | Rang |
|----------|---------------------------------------------|------|
| SKDH-B2  | 3,77                                        | 1    |
| G6PDH-2  | 3,35                                        | 2    |
| 6PGDH-2  | 2,38                                        | 3    |
| 6PGDH-1  | 2,04                                        | 4    |
| MDH-A3   | 2,03                                        | 5    |

Tab. 11: Standardisierte Diskriminanzkoeffizienten.

Mit dem Einsetzen der unstandardisierten Diskriminanzkoeffizienten (Tab. 12) in die Diskriminanzfunktion ist die Diskriminanzvariable  $Y$  für beide Gruppen ermittelt. Es ist nun möglich, die Allelhäufigkeiten einer Population unbekannter Herkunft in die Funktion einzusetzen und einer der beiden Gruppen zuzuordnen. Entscheidend für die Klassifizierung ist der Diskriminanzwert der fremden Population. Dies soll an einem geometrischen Beispiel veranschaulicht werden (Abb. 22). Der Diskriminanzwert  $Y_x$  wird der Gruppe zugeteilt, zu deren Centroid ( $Y_A$  u.  $Y_B$ ) er die geringste Distanz aufweist, im Beispiel somit zu  $Y_B$ . Diese Vorgehensweise wird beim Distanzkonzept verwirklicht.

| Variable  | unstandardisierter<br>Diskriminanzkoeffizient |
|-----------|-----------------------------------------------|
| SKDH-B2   | -0,505                                        |
| G6PDH-2   | 0,376                                         |
| 6PGDH-2   | 0,436                                         |
| 6PGDH-1   | -0,433                                        |
| MDH-A3    | 0,415                                         |
| Konstante | -50,594                                       |

Tab. 12: Unstandardisierte Diskriminanzkoeffizienten.

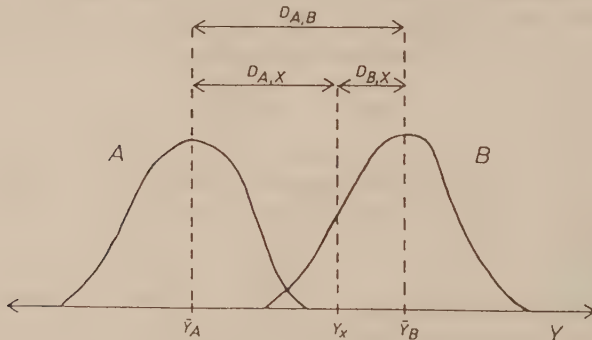


Abb. 22: Distanzkonzept der Diskriminanzanalyse. A,B =Häufigkeitsverteilung von Gruppe A,B;  $\bar{Y}_A, \bar{Y}_B$  =Gruppencentroide;  $Y_x$  =Diskriminanzwert einer Population unbekannter Herkunft; Distanz der Centroiden von Gruppe A u. B; Distanz der Population X zur Gruppe A bzw. B.

Eine ebenso wichtige Möglichkeit der Diskriminanzanalyse ist die Klassifizierung der a priori Gruppenelemente (hier die je sechs Provenienzen), die analog nach dem Distanzkonzept geschieht. Jedes Element wird zugeordnet, wobei vorher unter Ausschluß der Dateninformation des zu klassifizierenden Elements die Centroide der verbleibenden Gruppenelemente berechnet werden (jackknife oder leaving-one-out Methode).

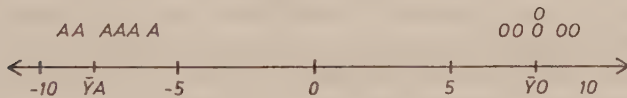


Abb. 23: Diskriminanzwerte der zwölf Provenienzen auf der Diskriminanzachse. A=Alpenlärchen, O=Ostrassen.

In Abbildung 23 sind die Diskriminanzwerte der zwölf Herkünfte auf der Diskriminanzachse dargestellt. Die Werte der Alpenpopulationen (A) befinden sich mit einem Mittelwert von -6,9 deutlich abgesetzt von den Ostprovenienzen (O), deren Centroid bei +6,9 liegt. Somit ist eine zweifelsfreie Zuordnung gewährleistet, die auch durch den hohen Eigenwert der Diskriminanzfunktion von 72,3 ausgedrückt wird. Das Ergebnis der Klassifikation nach der jackknife-Methode ist in Tabelle 13 wiedergegeben. Das Ergebnis ist mit zu 100% richtig zugeordneten Provenienzen optimal.

| Gruppe              | richtige klassifizierte Provenienzen |
|---------------------|--------------------------------------|
| Alpen               | 6 (100%)                             |
| Polen-Sudeten-Tatra | 6 (100%)                             |

Tab. 13: Klassifikation der Provenienzen der zwei Gruppen.

Damit wird das Resultat der Clusteranalyse, insbesondere das WARD-Verfahren, bestätigt. Die Übereinstimmung der Ergebnisse von Cluster- und Diskriminanzanalyse ist die Folge von Allelhäufigkeitsunterschieden bei Alpen- und osteuropäischen Lärchen.

### 3.2.3.2.2 Zwölf Gruppen

Um zu prüfen, ob eine weitergehende Provenienzdifferenzierung innerhalb der vier Teilareale möglich ist, fand eine weitere Diskriminanzanalyse mit zwölf a priori Gruppen Anwendung, wobei jede der zwölf Provenienzen eine Gruppe darstellte.

Dazu war es erforderlich, den Datensatz von Tabelle 10 zu modifizieren. Die Allelfrequenzen jeder der zwölf Herkünfte wurde in sechs zufällig gebildete Stichproben (Wiederholungen) aufgeteilt. Diese Sechstel-Stichproben bestanden bei Mischproben aus 24 Samenkörnern, bei Einzelbaumsaatgut aus 24-30 Samen und bei den beiden "künstlichen" Provenienzen aus 22 (*Sudeten*) bzw. 8 (*Ostalpen*) Samen (Tab. 1 im Anhang).

Die Summe der Eigenwerte der Diskriminanzfunktionen beträgt 6,9 und ist damit wesentlich niedriger als beim Zwei-Gruppen-Fall. Das heißt die zwölf Provenienzen der vier Teilareale sind ungleich schwieriger zu trennen als zusammengefaßt in zwei Gruppen.

Ziel war es, jede der 72 (6 x 12) Wiederholungen ihrer Herkunft zuzuordnen. Dies gelang nur zum Teil:

|         |     |
|---------|-----|
| Polen   | 75% |
| Sudeten | 61% |
| Tatra   | 17% |
| Alpen   | 77% |

Bemerkenswert ist, daß nur die Wiederholungen der beiden Herkünfte *Mala Wies* und *Embrun* zu 100% richtig klassifiziert werden. Dies ist in deren charakteristischen Allelhäufigkeiten begründet.

### 3.2.4. Quantifizierung genetischer Variation

Zur Quantifizierung genetischer Variation stehen verschiedene Maße zur Verfügung, die sich in Diversitäts- und Differenzierungsmaße gliedern lassen.

### 3.2.4.1 Genetische Distanz

Die genetische Distanz ist ein Maß zur Beurteilung der genetischen Ähnlichkeit von Populationen. Ein häufig benutztes Maß ist die von NEI (1972) entwickelte genetische Distanz

$$D = \ln \frac{\sum X_i \cdot Y_i}{\sqrt{\sum X_i^2 \cdot \sum Y_i^2}}$$

mit:  $X_i$  = Allelhäufigkeit des  $i$ -ten Allels der Population  $x$   
 $Y_i$  = Allelhäufigkeit des  $i$ -ten Allels der Population  $y$ .

$D$  nimmt nur Werte zwischen 0 und 1 an. 0 bedeutet Identität, 1 völlige Verschiedenheit in der Allelkomposition zweier Populationen.

Wie bei der Clusteranalyse werden alle untersuchten Allelhäufigkeiten einer Population zur Berechnung herangezogen. Das Ergebnis des paarweisen Provenienzvergleichs ist in Form einer Distanzmatrix in Tabelle 14 aufgeführt.

Die genetischen Abstände zwischen den Alpenprovenienzen sind größer (0,005-0,050, Mittel: 0,023) als zwischen den osteuropäischen Provenienzen (0,002-0,043, Mittel: 0,017). Dies zeigt wiederum die größere Heterogenität der alpinen Herkünfte. Die Herkunft *Mala Wies* fällt durch relativ hohe Distanzen zu den übrigen Provenienzen auf. Ähnlich, aber etwas abgeschwächt verhält es sich bei der Provenienz *Embrun*.

Der kleinste Abstand besteht zwischen der Sudetenherkunft *Ruda* und *Smokovce*, die aus der Hohen Tatra stammt. Ein Hinweis für die genetische Ähnlichkeit der östlichen Provenienzen ergibt sich daraus, daß deren Abstände im Durchschnitt (ausgenommen *Mala Wies*) geringer sind als beispielsweise die der beiden alpinen Populationen *Pfitsch I* und *II* aus verschiedenen Höhenstufen des *Pfitscher Tals*.

|            | P O L E N - S U D E T E N - T A T R A |       |              |        |               | A L P E N          |               |               |        |               |
|------------|---------------------------------------|-------|--------------|--------|---------------|--------------------|---------------|---------------|--------|---------------|
|            | Lysa<br>Gora                          | Ruda  | Sude-<br>ten | Zabreh | Smoko-<br>vce | pfitsch<br>I<br>II | Cava-<br>lese | Vint.-<br>gau | Embrun | Ost-<br>alpen |
| Provenienz |                                       |       |              |        |               |                    |               |               |        |               |
| Mala Wies  | 0,026                                 | 0,043 | 0,036        | 0,026  | 0,036         | 0,067              | 0,049         | 0,074         | 0,069  | 0,043         |
| Lysa Gora  |                                       | 0,010 | 0,005        | 0,012  | 0,006         | 0,022              | 0,014         | 0,017         | 0,020  | 0,028         |
| Ruda       |                                       |       | 0,009        | 0,010  | 0,002         | 0,022              | 0,027         | 0,018         | 0,027  | 0,042         |
| Sudeten    |                                       |       |              | 0,014  | 0,006         | 0,024              | 0,018         | 0,018         | 0,011  | 0,020         |
| Zabreh     |                                       |       |              |        | 0,010         | 0,041              | 0,036         | 0,037         | 0,039  | 0,049         |
| Smokovce   |                                       |       |              |        |               | 0,020              | 0,020         | 0,017         | 0,025  | 0,035         |
| Pfitsch I  |                                       |       |              |        |               |                    | 0,010         | 0,010         | 0,031  | 0,050         |
| Pfitsch II |                                       |       |              |        |               |                    |               | 0,014         | 0,024  | 0,037         |
| Cavalese   |                                       |       |              |        |               |                    |               |               | 0,019  | 0,048         |
| Vintschgau |                                       |       |              |        |               |                    |               |               |        | 0,018         |
| Embrun     |                                       |       |              |        |               |                    |               |               |        | 0,011         |
|            |                                       |       |              |        |               |                    |               |               |        | 0,029         |

Tab. 14: Genetische Distanzen der zwölf Provenienzen.

### 3.2.4.2 Genetische Diversität

Die genetische Diversität ist ein Maß für die Variation innerhalb eines Kollektivs (GREGORIUS, 1987; Übersichten bei BROWN und WEIR, 1983 und ZIEHE, 1983). Das gebräuchlichste Maß dieser Art ist die von NEI (1973) definierte Gendiversität

$$H = 1 - \sum p_i^2$$

mit:  $p_i$  = Häufigkeit des  $i$ -ten Allels an einem Genlocus.

Mathematisch ist  $H$  die Wahrscheinlichkeit der Nicht-Identität von zwei zufällig untersuchten Allelen (ZIEHE, 1983). Damit ist auch die genetische Variation (allelische Vielfalt) einer Population ausgedrückt. Synonym wird auch der Begriff Heterozygotie verwendet, der aber streng genommen nur bei Panmixie in einer Population verwendet werden darf (NEI, 1973).  $H$  kann nur Werte zwischen 0 und 1 annehmen. 0 bedeutet Monomorphie, 1 vollkommene allelische Vielfalt an einem Genlocus.

Bei Betrachtung mehrerer Loci wird deren arithmetisches Mittel berechnet. Die gesamte Gendiversität ( $H_t$ ) eines Kollektivs läßt sich unterteilen in die Diversität innerhalb ( $H_s$ ) und zwischen Gruppen des betreffenden Kollektivs ( $D_{st}$ ). Zur Berechnung der genetischen Vielfalt ist die Kenntnis der Zahl der untersuchten Individuen pro Population notwendig (HAMRICK, 1983). Aus diesem Grund wurde sie nur für die drei Populationen *Pfitsch I*, *II* und *Smokovce* sowie die beiden "künstlichen" Provenienzen *Sudeten* und *Ostalpen* berechnet (Tab. 15).

Aus dem Quotienten  $H_s/H_t$  erhält man den Anteil der genetischen Variation innerhalb von Populationen an der Gesamtvariation. Der Quotient beträgt 0,96, das heißt für die fünf Populationen sind 96% der gesamten genetischen Variation innerhalb einer Population zu finden.

Aus Tabelle 15 geht hervor, daß die alpine Hochlagenprovenienz *Pfitsch II* den geringsten Grad an Heterozygotie besitzt, relativ gering ist auch der von *Pfitsch I*. Auch bei der "künstlichen" Provenienz *Sudeten* ist  $H$  vergleichsweise gering, obwohl es sich um Individuen aus fast dem gesamten Areal der Sudetenlärche handelt.

Die "künstliche" Provenienz *Ostalpen*, die den Höhenbereich von 900-1700m umfaßt, besitzt die größte genetische Diversität.

| Provenienz | $H_s$ | Gesamt      |         |
|------------|-------|-------------|---------|
| Sudeten    | 0,206 | $H_s$       | = 0,203 |
| Smokovce   | 0,212 | $H_t$       | = 0,212 |
| Ptitsch I  | 0,185 | $D_{st}$    | = 0,009 |
| Pfitsch II | 0,170 | $H_s / H_t$ | = 0,96  |
| Ostalpen   | 0,225 |             |         |

Tab. 15: Genetische Diversität ausgewählter Provenienzen.

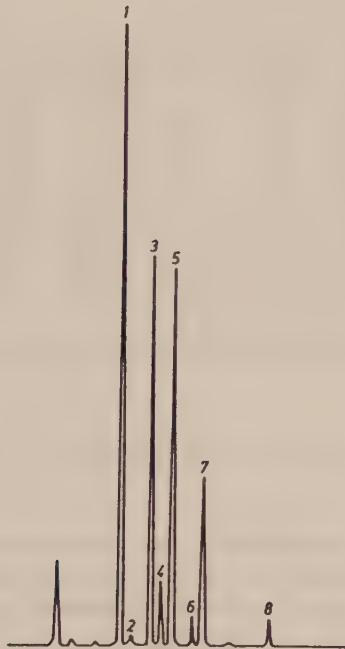
### 3.2.5. Zusammenfassung

Von den sechs untersuchten Enzymsystemen sind GDH und IDH monomorph, G6PDH, 6PGDH, SKDH und MDH polymorph. Die zwölf untersuchten Provenienzen unterscheiden sich in ihren Allelhäufigkeiten vor allem quantitativ. Die Ergebnisse der Cluster- und Diskriminanzanalyse stimmen überein. Alpenherkünfte und solche aus den osteuropäischen Teilarealen sind aufgrund unterschiedlicher Isoenzymkomposition unzweifelhaft voneinander zu unterscheiden. Trotz getrennter Areale sind die Lärchen der osteuropäischen Vorkommen einheitlicher als die Alpenlärchen. Eine Trennung innerhalb dieser zwei Gruppen ist mit sechs Enzymsystemen nur bedingt möglich. Von der gesamten genetischen Variation der europäischen Lärche sind im Mittel 96% innerhalb einer einzigen Population zu finden.

### 3.3 Monoterpenanalysen

#### 3.3.1 Identifizierte Komponenten

Abbildung 24 zeigt ein typisches Chromatogramm der analysierten Komponenten. Acht Peaks konnten identifiziert werden. Dabei handelt es sich in der Reihenfolge ihrer Retentionszeiten um  $\alpha$ -Pinen, Camphen,  $\beta$ -Pinen, Myrcen,  $\Delta^3$ -Caren, Limonen,  $\beta$ -Phellandren und Terpinolen.



- 1 =  $\alpha$ -Pinen
- 2 = Camphen
- 3 =  $\beta$ -Pinen
- 4 = Myrcen
- 5 =  $\Delta^3$ -Caren
- 6 = Limonen
- 7 =  $\beta$ -Phellandren
- 8 = Terpinolen

Abb. 24: Chromatogramm aus Primärnadeln von Sämlingen.

### 3.3.2 Relative Häufigkeit der Komponenten

In Tabelle 16 sind die relativen Häufigkeiten der acht Komponenten aller Herkünfte aufgeführt. Die Hauptkomponenten sind  $\alpha$ -Pinen,  $\beta$ -Pinen und  $\Delta^3$ -Caren mit einem gemeinsamen Anteil von etwa 80%. Es treten teilweise große Unterschiede bei den Populationsmitteln auf, am stärksten bei  $\Delta^3$ -Caren. Die Westalpenherkunft Simplon unterscheidet sich bei vier Terpenen deutlich von allen anderen Herkünften. Die Variation zwischen den Individuen einer Provenienz ist mit Ausnahme von  $\Delta^3$ -Caren, relativ gering.

|                   | Lysa<br>Gora | Lito-<br>vel | Opoc-<br>no | Molln | Vint.-<br>gau | Mus-<br>tair | Simp-<br>lon | Gesamt<br>$\bar{x}$ | s    |
|-------------------|--------------|--------------|-------------|-------|---------------|--------------|--------------|---------------------|------|
| $\alpha$ -Pinen   | 32,1         | 33,5         | 31,2        | 27,0  | 31,9          | 30,5         | 45,6         | 33,1                | 7,8  |
| Camphen           | 0,9          | 0,9          | 0,7         | 0,5   | 0,6           | 0,6          | 0,8          | 0,7                 | 0,4  |
| $\beta$ -Pinen    | 25,3         | 26,2         | 28,7        | 28,4  | 32,2          | 30,9         | 32,1         | 29,1                | 6,2  |
| Myrcen            | 3,6          | 3,9          | 4,1         | 5,1   | 4,4           | 4,4          | 3,7          | 4,2                 | 0,9  |
| $\Delta^3$ -Caren | 25,7         | 23,3         | 21,9        | 25,1  | 17,3          | 19,5         | 2,8          | 19,5                | 10,6 |
| Limonen           | 1,7          | 1,7          | 1,7         | 1,7   | 1,8           | 1,7          | 2,0          | 1,8                 | 0,3  |
| $\beta$ -Phell.   | 8,2          | 8,3          | 9,4         | 9,3   | 10,1          | 10,4         | 12,0         | 9,7                 | 2,6  |
| Terpinol.         | 2,2          | 1,7          | 1,7         | 2,4   | 1,4           | 1,5          | 0,5          | 1,6                 | 0,8  |

Tab. 16: Relative Monoterpengehalte der Sämlingsnadeln (in %).

### 3.3.3 Clusteranalyse

Die Clusteranalyse erfolgte mit den in Tabelle 16 aufgeführten Daten. Abbildung 25 stellt das Ergebnis (WARD-Verfahren) in Form eines Dendrogramms dar. Daraus geht hervor, daß nur zwei Gruppen gebildet werden, wobei die Westalpenprovenienz *Simplon* allein ein Cluster mit großer Distanz zu allen anderen bildet. Die Gruppe, in dem sich alle anderen Provenienzen befinden, läßt Untergruppierungen mit geringer Distanz erkennen. Etwas abgesetzt und sehr ähnlich sind die beiden auch geographisch nahen Zentralalpenprovenienzen *Mustair* und *Vintschgau*. Auch innerhalb der verbleibenden Gruppe weist die ostalpine Provenienz *Molln* eine relativ große Distanz zu den drei osteuropäischen Herkünften auf. Insgesamt werden durch das Dendrogramm die geographischen Entfernun-

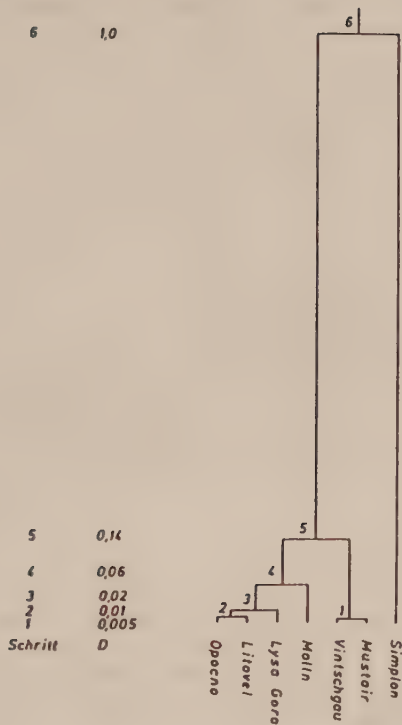


Abb. 25: Dendrogramm der Clusteranalyse (WARD-Verfahren).

gen zueinander wiedergegeben. Die Darstellung der Resultate anderer Cluster-Verfahren erübrigt sich in diesem Fall, weil sie fast identische Gruppierungen ergeben.

### 3.3.4 Univariante Varianzanalyse

Das Ergebnis der univariaten Varianzanalyse ist in Tabelle 17 wiedergegeben. Es erklärt das Zustandekommen des Dendrogramms der Clusteranalyse. Camphen,  $\beta$ -Pinen und Limonen differieren zwischen den Herkünften nicht signifikant. Die Provenienz *Simplon* weist bei  $\alpha$ -Pinen,  $\Delta^3$ -Caren und Terpinolen zu allen anderen Herkünften signifikante Unterschiede auf. Zwischen den übrigen Provenienzen bestehen nur in wenigen Fällen gesicherte Unterschiede.

|            | Litovel | Opocno | Molln | Vintschgau | Mustair | Simplon                                                      |
|------------|---------|--------|-------|------------|---------|--------------------------------------------------------------|
| Lysa Gora  |         |        | My**  | Te*        |         | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te***<br>$\beta$ -Ph*** |
| Litovel    |         |        | My**  |            |         | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te***<br>$\beta$ -Ph*** |
| Opocno     |         |        |       |            |         | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te***<br>$\beta$ -Ph*** |
| Molln      |         |        |       | Te**       | Te**    | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te***<br>$\beta$ -Ph*** |
| Vintschgau |         |        |       |            |         | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te**                    |
| Mustair    |         |        |       |            |         | $\alpha$ -P***<br>$\Delta$ 3-C***<br>Te*                     |

Tab. 17: Ergebnis der univariaten Varianzanalyse. \* = schwach signifikant, \*\* = signifikant, \*\*\* = hoch signifikant;  $\alpha$ -P =  $\alpha$ -Pinen,  $\Delta$ 3-C =  $\Delta$ 3-Caren,  $\beta$ -Ph =  $\beta$ -Phellandren, Te = Terpinolen.

Keine signifikanten Unterschiede bestehen zwischen den beiden zentralalpinen Populationen *Mustair* und *Vintschgau* sowie zwischen den drei osteuropäischen Provenienzen.

Abbildung 26 zeigt die Anteile ausgewählter Komponenten ( $\beta$ -Phellandren,  $\beta$ -Pinen,  $\Delta$ 3-Caren und  $\alpha$ -Pinen) aller untersuchten Provenienzen. Die Herkünfte sind in der Reihenfolge ihrer geographischen West-Ost-Erstreckung und gleichzeitig mit abnehmender Höhenlage von links nach rechts aufgetragen. Die Anteile von  $\beta$ -Pinen und  $\beta$ -Phellandren verringern sich von der Westalpenprovenienz *Simplon* zur polnischen Herkunft *Lysa Gora* beständig, ohne signifikant zu variieren (Ausnahme s. Tab 17).  $\Delta$ 3-Caren nimmt mit Zunahme von  $\alpha$ -Pinen ab; das heißt zwischen diesen beiden Komponenten besteht eine negative Korrelation.

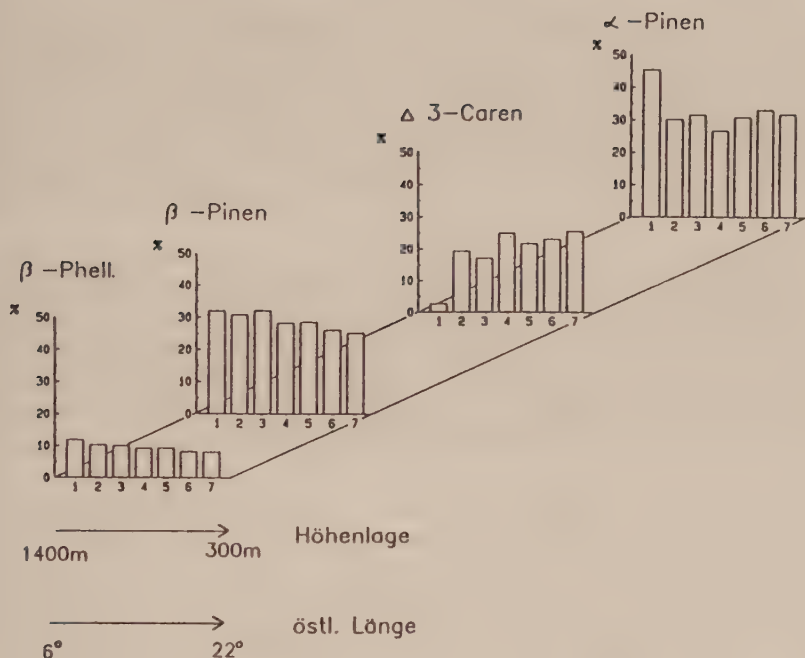


Abb. 26: Anteile ausgewählter Monoterpenkomponenten der untersuchten Provenienzen. 1=Simplon, 2=Müstair, 3=Vintschgau, 4=Molln, 5=Opocno, 6=Litovel, 7=Lysa Gora.

### 3.3.5 Zusammenfassung

Die untersuchten Provenienzen unterscheiden sich in ihren Monoterpengehalten mit Ausnahme der Herkunft *Simplon* nur wenig. Diese ist eindeutig durch hohe  $\alpha$ -Pinen und sehr geringe  $\Delta 3$ -Caren Anteile charakterisiert. Von den Zentralalpen bis zum polnischen Teilareal ist eine geringe, aber kontinuierliche Abnahme der Anteile von  $\beta$ -Pinen und  $\beta$ -Phellandren zu verzeichnen.

#### 4. Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war, intraspezifische Unterscheidungsmerkmale bei der europäischen Lärche zu finden. Als Ergebnis der morphologischen Untersuchungen ist festzuhalten, daß die Länge der Stomatareihen auf Kurztrieb-nadeloberseiten ausgedrückt im Verhältnis zur Nadellänge, höhenbedingt variiert. Das heißt, mit zunehmender Meereshöhe von Provenienzen steigt die relative Stomatareihenlänge (RSR) ebenso an.

Mit diesem Merkmal lassen sich Höhenprovenienzen unterscheiden, nicht jedoch Herkünfte verschiedener Teilareale aus gleicher Meereshöhe. Weist die RSR beispielsweise auf eine Höhenlage von 1400m hin, so kann es sich nur um die Alpenlärche handeln. Bei einer Höhenlage von 900m bleibt hingegen offen, ob es sich um eine Tatra- oder eine Ostalpenherkunft handelt (Abb. 27).

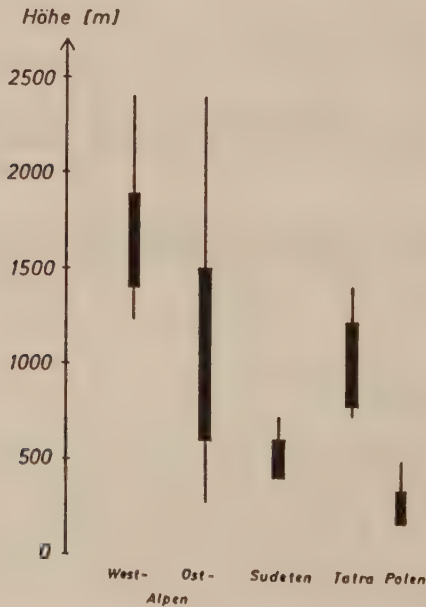


Abb. 27: Vertikale Erstreckung der vier Lärchenteilareale (fette Linien = Hauptverbreitung eines jeden Areals).

GATHY (1959a) und LEIBUNDGUT (1985) beurteilen Stomatahäufigkeiten an Lärchenkurztriebnadeln als Mittel zur Provenienzdifferenzierung negativ. LEIBUNDGUT (1985) betrachtete aber nur die Unterseite der Nadeln (LEIBUNDGUT, schriftl. Mitteilung). GATHY (1959a) untersuchte sie zwar auch oberseits, operierte aber mit einer anderen, kaum geeigneten Meßmethode. Zudem lagen ihm nur Provenienzen aus ähnlichen Höhenlagen vor. Seine Schlußfolgerung, die Stomatazahl sei kein Kriterium zur Provenienzunterscheidung, kann daher nicht aufrecht erhalten werden.

Bei Isoenzymanalysen konnte mit Hilfe von Cluster- und Diskriminanzanalyse gezeigt werden, daß sich zwei Gruppen von Herkunftsnadeln bilden lassen: Die Lärchen des Alpenraumes und die der übrigen drei Teilareale. Die sichere Trennung dieser zwei Gruppen ist durch unterschiedliche Häufigkeiten verschiedener Allele gewährleistet. Dabei ist es unerheblich, ob die Samen als Bestandesabsaaten oder als Einzelbaumsaatgut vorliegen.

Eine weitere Differenzierung der Provenienzen innerhalb dieser zwei Gruppen ist nur teilweise möglich. Innerhalb der beiden Gruppen sind jeweils nur die polnische Provenienz *Mala Wies* und die westalpine *Embrun* eindeutig charakterisiert. Vor allem die osteuropäischen Provenienzen besitzen bei den untersuchten Enzymsystemen keine stark ausgeprägten Genfrequenzunterschiede. Unter Einbezug weiterer Enzymsysteme ist eine Verbesserung der Differenzierung, vor allem der Alpenlärchen, zu erwarten.

Die Herkunft *Smokovce* ist als einzige der zwölf Provenienzen durch ein populationsspezifisches Allel (MDH-A3) gekennzeichnet. Problematisch ist allerdings, daß es sich um ein seltenes Gen handelt, das nur mit einer Häufigkeit von 1,7% vorkommt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß dieses Gen bei größerem Stichprobenumfang auch in anderen Populationen erscheint.

Eine andere Differenzierungsmöglichkeit zwischen Provenienzen besteht in der ungleichen genetischen Variabilität von Populationen unterschiedlicher Lage im Areal. So weist von den beiden Beständen des Pfitscher Tales derjenige der alpinen Waldgrenze (*Pfitsch II*) einen geringeren Heterozygotiegrad auf als der des Talgrundes. Dies stimmt auch mit der geringen Streuung der RSR-Werte bei Hochlagenprovenienzen überein (s. Abb. 10). Die "künst-

liche" Provenienz *Ostalpen* aus einem Lärchenoptimum zeigt die höchste allelische Vielfalt. Es scheint deshalb auch für *Larix decidua* zu gelten, daß marginale Populationen geringer differenziert sind als zentrale (vgl. BUJTENEN und STERN, 1967).

Anhand von Monoterpenmustern ist die Westalpenprovenienz *Simplon* durch ihren hohen  $\alpha$ -Pinen und sehr geringen  $\Delta^3$ -Caren Gehalt charakterisiert. Sie unterscheidet sich deutlich von den übrigen Provenienzen. Die Anteile der Komponenten  $\beta$ -Phellandren und  $\beta$ -Pinen nehmen von den Westalpen bis zum polnischen Areal hin kontinuierlich, aber nicht signifikant ab. Gleichsinnig verändert sich die Höhenlage der untersuchten Provenienzen. Welcher Faktor für diese Abnahme primär verantwortlich ist, muß anhand einer größeren Stichprobe bei Veränderung eines Faktors unter Konstanz des anderen getestet werden, da sonst Scheinkorrelationen vorliegen können. Von klinaler Variation einzelner relativer Monoterpenanteile wird häufiger berichtet (FORREST, 1980; YAZDANI und NILSSON, 1986; YAZDANI et al., 1985).

Bestätigung und größeres Gewicht erhalten die Ergebnisse der Monoterpenanalysen durch die Resultate von LANG (noch unveröffentlicht), der umfangreiche Monoterpenuntersuchungen an einjährigen Trieben bei 68 Provenienzen aus einem Herkunftsversuch anstellte. Die von diesem Autor durchgeführte Clusteranalyse ergab eine nahezu identische Gruppierung wie die der vorliegenden Terpenanalysen. Zusätzlich geht daraus hervor, daß die Lärchen des italienischen Alpensüdrandes, von denen hier für Terpenanalysen keine Proben zur Verfügung standen, den Westalpenlärchen in ihrem Terpenspektrum sehr ähnlich sind.

Die Wertung der einzelnen Methoden hinsichtlich der Zuverlässigkeit der Provenienztrennung muß berücksichtigen, daß für die drei Untersuchungen häufig nicht gleiche Herkunftse zu Verfügung standen. Trotzdem kann ein Vergleich erfolgen.

Nach ROHMEDER (1972) versteht man unter Provenienz (Herkunft) die in einem "begrenzten Gebiet des Gesamtverbreitungsgebiets einer Baumart vorhandene Bestockung". In der Praxis der Saatguternte sind mit Provenienz einer oder mehrere Bestände mit einheitlichem Aussehen gemeint (KÖNIG, 1986).

Mit der RSR sind zwar Herkünfte unterschiedlicher vertikaler Lage zu unterscheiden, nicht jedoch Herkünfte im Sinne der Definition, weil sie sich nicht einem bestimmten geographischen Ort zuordnen lassen. Die Lärchen der drei osteuropäischen Teilareale sind anhand der RSR besser zu unterscheiden als durch die untersuchten biochemischen Merkmale, weil sich die vertikale Ausdehnung der drei östlichen Lärchenareale fast nicht überschneidet (Abb. 27). Somit ist für jedes Gebiet ein spezifisches RSR-Mittel gegeben. Provenienzen dieser Areale sind mit Hilfe der RSR wiederum nur bei unterschiedlicher Höhenlage zu unterscheiden.

Mit den angewandten biochemischen Methoden kann eine Provenienzdifferenzierung bei sehr eng gefaßter (praxisnaher) Definition von Provenienz noch nicht erreicht werden. Dies würde freilich eine Identifizierung von einzelnen Beständen bedeuten, was kaum zu erwarten war. Immerhin ist es mit Monoterpenen oder den sechs Enzymsystemen möglich, größere Herkunftsgebiete wie beispielsweise die Westalpen vom übrigen Areal oder die osteuropäischen Areale vom Alpengebiet eindeutig abzugrenzen. In dieser Klarheit wurde dies mit keinem anderen, bisher untersuchten Merkmal erreicht.

Hervorzuheben ist, daß nach SCHÖBER (1977, 1985) die Lärchen aus Osteuropa trotz vorhandener Provenienzunterschiede eine ziemlich einheitliche Gruppe darstellen, die sich hinsichtlich Wachstumsleistung und Krebsanfälligkeit positiv von den Alpenlärchen abgrenzt. Die unmittelbar praktische Bedeutung der Ergebnisse liegt nun darin, daß mit der Diskriminanzfunktion ein statistisches Maß zur Verfügung steht, diese beiden Gruppen anhand ihrer Isoenzymfrequenzen eindeutig zu trennen. Da die Provenienzf়rage bei der Lärche, vor allem wegen der Krebsanfälligkeit der Alpenlärche, von entscheidender waldbaulicher und wirtschaftlicher Bedeutung ist, sollte dies auch in der praktischen Anwendung bei Frühtests zur Herkunftsbestimmung genützt werden. Somit wäre es möglich, daß zur Bestandesbegründung durch eine vorgeschaltete Diagnose nur Saatgut weitgehend krebsfester und wüchsiger Provenienzen verwendet wird.

Isoenzymanalysen sind vom technischen Aufwand her als Frühtest geradezu optimal. Sie sind mit geringem methodischen Aufwand für routinemäßige Serienuntersuchungen schnell im Labor durchführbar. Ähnliches gilt für Terpenanalysen. Ob Stomatahäufigkeitsunterschiede als Merkmal bei einem Frühtest fungieren können, hängt

primär davon ab, ob dieses Merkmal auch an Keim- oder Sämlingsnadeln als Provenienzdifferenzierendes Merkmal vorliegt. Es erscheint wahrscheinlich, da adaptive Eigenschaften des Samens und des Keimlings für den Erfolg einer Art von größter Bedeutung sind, weil in diesem Stadium die Selektion zuerst angreift (STEBBINS, 1970). Eine kombinierte Anwendung der drei Untersuchungsmethoden bei gleichzeitiger Ausdehnung der elektrophoretischen Analysen auf weitere Enzymsysteme läßt darüber hinaus die zweifelsfreie Differenzierung benachbarter, autochthoner Populationen als realisierbar erscheinen.

Zusätzlich können die Merkmale Zapfengröße und das 1000-Korn-Gewicht herangezogen werden, die sich in früheren Untersuchungen zur Provenienzdiagnose als relativ gut geeignet erwiesen haben (RUBNER und SVOBODA, 1944; SIMAK, 1967). Die Alpenlärche hat im Vergleich zu den Polen-, Sudeten- und Tatraalärchen große Zapfen (RUBNER und SVOBODA, 1944). Nach SIMAK (1967) verändert sich das mit der Zapfengröße eng korrelierende 1000-Korn-Gewicht klnal von Ost nach West. Mit 10,8g fand er das höchste Gewicht bei Westalpenprovenienzen, das geringste mit 3,8g in Beständen polnischer Herkunft. Wegen der teilweise starken Variation dieser Merkmale sollte ihnen aber nur sekundäre Bedeutung zugemessen werden.

Vergegenwärtigt man sich, daß bei der Lärche 96% der genetischen Variation im Mittel innerhalb und nur 4% zwischen den Populationen auftreten, so wird die Problematik der Provenienzdifferenzierung klar. Nach MITTON (1983) reichen bei Koniferen 50 bis 100 zufällig entnommene Bäume einer Population aus, um nahezu den kompletten Genbestand einer Art zu enthüllen. *Larix decidua* macht hier also keine Ausnahme. Sehr ähnliche Zahlen liegen auch von einer Reihe anderer Koniferenarten vor (FURNIER und ADAMS, 1986; O'MALLEY et al., 1979; WHEELER et al., 1983; YEH und LAYTON, 1979; YEH und O'MALLEY, 1980). Damit sind dem Spielraum zur Herkunftstrennung enge Grenzen gesetzt. Das verbleibende Reservoir an Variation zwischen Populationen ist dennoch so hoch, daß eine weitgehende Differenzierung möglich ist.

Aus den aufgeführten Resultaten ergeben sich auch Folgerungen in Bezug auf die Taxonomie von *Larix decidua*. Aus chemotaxonomischer Sicht müßten die vorliegenden Ergebnisse dazu führen, zunächst drei intraspezifische Sippen der Lärche auszuschneiden: Die West-

und Südalpenlärchen, die übrigen Lärchen des Alpenraums und die osteuropäischen Lärchen. Eine solche Differenzierung sollte aber einer umfangreichen systematischen Revision von *Larix decidua* vorbehalten bleiben.

Das Standbein der Taxonomie ist nach wie vor die Morphologie (MERXMOLLER, 1967). Den chemotaxonomischen Ergebnissen kommt hier jedoch insofern größere Bedeutung zu, als beim Vergleich mit morphologisch-phänologischen sowie physiologischen Merkmalen (vgl. RUBNER und SVOBODA, 1944; KRAL, 1962, 1967; SCHREIBER und KRAL, 1963; SCHOBER, 1977, 1985) völlige Übereinstimmung hinsichtlich der Variation der Merkmale besteht. Die Alpenlärchen sind in allen untersuchten Merkmalen sehr heterogen, die osteuropäischen Lärchen vergleichsweise homogen.

Die Lärchenpopulationen der vier Teilareale werden häufig als Rassen bezeichnet (MÖNCH, 1933; RUBNER, 1952; Mc COMB, 1955; HARTMANN, 1963; ZOLLER, 1981). Der Begriff Rasse wird definiert als "Teilpopulationen der gleichen Art oder zur gesamten Artpopulation mit gesicherten, natürlich entstandenen Unterschieden in Genhäufigkeiten" (STERN, 1956). Bei geographischen Rassen steht die allopatrische Verbreitung der Populationen im Mittelpunkt. Behält man den zweifellos zweckmäßigen Begriff der geographischen Rassen für die Lärchen der vier Areale bei, so steht dabei unerschwerlich ihre räumliche Isoliertheit im Vordergrund. Weniger kommt dabei der Grad der Differenzierung innerhalb einer Rasse zum Ausdruck, beispielsweise die Heterogenität der Alpenlärchenpopulationen im Vergleich zu denen der drei Ostrassen. Versteht man mit DOBZHANSKI (1939) eine Rasse als Prozeß, wonach "das Wesentliche ... das Werden und nicht das Sein (ist)", so ist die Frage nach dem Stadium dieses Prozesses zweitrangig und nur noch graduell. Konsequenterweise sind somit die Lärchenpopulationen Osteuropas im Sinne STERN's (1956) als eine einzige Rasse zu bezeichnen; im Sinne DOBZHANSKI's (1939) können sie als drei Rassen gelten.

Die geringe Differenzierung der osteuropäischen Lärchen zeigt sich auch an der genetischen Distanz. So sind sich viele Ost-Provenienzen ähnlicher als beispielsweise die beiden Herkunftsorte unterschiedlicher Höhenlage aus dem Pfitscher Tal.

Im Alpenareal kann dagegen mit Sicherheit von mehreren Rassen gesprochen werden. Häufig wird dafür auch der Begriff Ökotyp gebraucht (FISCHER, 1950; LEIBUNDGUT und KUNZ, 1952; MAYER, 1961; SCHREIBER, 1964).

Der Differenzierungsprozeß, der zu Rassen führt, kann schließlich die Entstehung neuer Arten zur Folge haben. Dies muß auch in der genetischen Distanz zum Ausdruck kommen. Die errechneten Distanzwerte der Lärcheprovenienzen bewegen sich wie bei anderen Koniferenarten auf Populationsebene (LUNDKVIST und RUDIN, 1977; SCHILLER et al., 1985; YANG et al., 1977; YEH und ARNOTT, 1986). Nimmt man den genetischen Abstand als taxonomischen Maßstab, so bewegen sich die Distanzwerte der Populationen von *Larix decidua* zweifellos im intraspezifischen Bereich.

Das Bestehen von ausgeprägten Provenienz- oder Rassenunterschieden, wie sie hier vorgefunden wurden, können durch getrennte eiszzeitliche Refugien erklärt werden. Über Rückzugsgebiete und postglaziale Rückwanderung der Lärche bestehen bislang nur Vermutungen. Die vorliegenden Ergebnisse erhärten bisherige Annahmen zur Wiederbesiedelung der Areale. Die isolierte Stellung der Westalpenlärche, wie sie aus den beiden biochemischen Analysen hervorgeht, legt den Schluß nahe, daß die Eroberung des Alpenareals durch *Larix decidua* von mindestens zwei Refugien ausgegangen ist. Davon gehen auch eine Reihe von Autoren aus (TSCHERMAK, 1935; SCHÄDELIN, 1941; WETTSTEIN, 1946; RUBNER, 1954; VINCENT, 1958; MAYER, 1961; LEIBUNDGUT, 1963; KRAL, 1979). Diesen Gedanken legen ebenso Funde von Lärchenpollen oder -Fossilien in verschiedenen Gebieten im südlichen und östlichen Umkreis der Alpen (FRENZEL, 1964; SCHNEIDER, 1978, 1985; ZOLYOMI, 1953) nahe. Demnach ist anzunehmen, daß die Lärchen der Westalpen- und des Südalpenrandes aus alpennahen, südlichen Refugien, die der übrigen Alpen aus östlichen Refugien eingewandert sind.

Weiterhin scheint die Homogenität der Ostlärchen darauf hinzuweisen, daß sie, von den Alpenlärchen getrennt, die Glazialzeiten wahrscheinlich im nahen Karpatenraum überdauerten (vgl. SRODON, 1986). Die kontinuierliche Veränderung bestimmter Monoterpenkomponenten könnte bedeuten, daß aus diesem Refugium eine Rückwanderung zum Ostalpenrand erfolgte. Darauf weist auch ein Teilergebnis von LANG (noch unveröffentlicht) hin, wonach Provenienzen

des Wienerwaldes in ihrem Monoterpenspektrum dem der Ostherkünfte näher stehen als dem der übrigen Alpenlärchen. Isoenzymanalysen geben darüber keine Auskunft, weil hier Wienerwaldprovenienzen nicht zur Verfügung standen. Insgesamt wird eine von West nach Ost gerichtete Einwanderung in die Alpen angenommen (ENGLER, 1905; WEGMÖLLER, 1977).

Die rezente genetische Situation der Lärche ist mit dem durchschnittlichen Heterozygotiegrad von 0,212 erhellt. Verglichen mit der genetischen Diversität einer Reihe anderer Koniferen (HAMRICK, 1983; MITTON, 1983) ist dieser Wert vergleichsweise niedrig. Auch aus anderen Isoenzymanalysen geht die geringe genetische Vielfalt von Lärchenpopulationen hervor (BEHRNDT, 1981; MEJNARTOWICZ und BERGMANN, 1975; KOSINSKI und SZMIDT, 1984).

Das gegenwärtig zerissene Lärchenareal legt eine geschlossene, interglaziale Verbreitung nahe (ZOLLER, 1981), die zudem weiter nach Osten reichte (KÖPPEN, 1889; FIRBAS, 1949). In den Alpen wäre die Lärche ohne anthropogenen Einfluß weitaus seltener (KRAL, 1979; MAYER, 1980). Die Ergebnisse soziologischer Studien in polnischen und alpinen Lärchenbeständen bekräftigen deren Reliktcharakter (REGEL, 1930). Genetische und chorologische Indizien weisen somit darauf hin, daß die eurpoäische Lärche ihr früheres, ausgedehnteres Areal unter den derzeitigen Klimaverhältnissen wegen mangelnder Konkurrenzkraft gegenüber anderen Arten nicht zu behaupten vermag.

Eine ökologische Beobachtung von SCHMIDT (1957, 1966) ist hinsichtlich der festgestellten, provenienzenspezifischen Stomtahäufigkeiten an Kurztriebnadeln interessant. Er fand bei Fichten- und Kiefernherkünften unterschiedlicher Meereshöhe oder geographischer Breite enge Zusammenhänge zwischen Atmung und Wuchsleistung und folgerte daraus, daß Rassen aus kalten Klimazonen wegen der geringen äußeren Energiezufuhr zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels mehr veratmen als Warmklimarassen. Untermauert wurde dies durch Untersuchungen von PISEK und WINKLER (1958) an Höhenprovenienzen von Fichte und Arve.

Weiterhin von Interesse sind Beobachtungen von BLACKMAN (1895) sowie BROWN und ESCOMBE (1905), die bei verschiedenen Pflanzenarten feststellten, daß enge Beziehungen zwischen der Zahl der

Spaltöffnungen und dem  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel bestehen. Dieser Zusammenhang dürfte auch für *Larix decidua* gelten.

Es scheint, daß die Lärche mit zusätzlichen Spaltöffnungen eine höhere Assimilations- und Respirationsrate erzielt. Bei kürzerer Vegetationsperiode und ungünstigerem Klima benötigt sie für eine positive Energiebilanz mehr Stomata im Dienste des Gaswechsels. Schließzellen auf der Oberseite von Kurztriebnadeln sind bei der europäischen Lärche sichtbare Zeichen für gesteigerten Stoffumsatz. Auch bei der Fichte beobachtete HOLZER (1967) eine Zunahme der Stomata entlang eines Gradienten von 700 auf 1900m Höhenlage.

Somit liegt der Schluß nahe, daß die Häufigkeit oberseitiger Stomata an Kurztriebnadeln ein adaptives, der Auslese unterworfenen Merkmal ist. Dafür sprechen auch die Häufigkeitsverteilungen der RSR von Hochlagenprovenienzen in extremer Umwelt. Während Herkunft aus tieferen Lagen eine breite Streuung der RSR-Einzelwerte aufweisen (vgl. Abb. 7), nimmt sie in Populationen aus größeren Höhen ab (vgl. Abb. 10). Extrem ist dies bei der Population *Simplon II* (2050m Meereshöhe) ausgeprägt, bei der Nadeln mit einer RSR unter 0,6 fast völlig fehlen. Die Auslese nicht angepaßter Individuen mit wenig Stomata durch strenge Umweltfaktoren ist hier gut vorstellbar. SCHMIDT (1966) drückt den Sachverhalt mit den Worten aus: "Auf gute Selbstversorger (Intensivatmer) scheint die Naturauslese in kalten nördlichen und in Hochgebirgslagen gerichtet zu sein, während in wärmeren Gebieten Wüchsigkeit Auslesewert hat."

Am Beispiel des Merkmals RSR wird ferner ein populationsgenetischer Aspekt deutlich. Wie gezeigt, herrscht bei allen Provenienzen aus Habitaten ohne extreme Klimabedingungen hohe Phänotypen- und somit auch Genotypenvariation vor. Darin findet man eine Strategie von Waldbaumpopulationen wieder, das Streben nach einem Kompromiß aus Angepaßtheit und Flexibilität (REHFELDT und LESTER, 1969). Mit anderen Worten: es wird soviel Anpassung wie möglich und soviel Flexibilität wie nötig angestrebt. Verwirklicht ist dieses Gleichgewicht unter normalen Umweltverhältnissen in hoher genotypischer Vielfalt, was einem hohen Grad an Heterozygotie entspricht (GREGORIUS et al., 1979). Entscheidend ist, daß bei Umweltveränderungen immer noch Gene oder Genkombinationen zur Verfügung stehen, die die Erzeugung einer ausreichend großen Zahl

lebens- und reproduktionsfähiger Individuen ermöglichen (GREGORIUS et al., 1985). Diese Populationen sind somit nie vollständig angepaßt, sondern laufen der Anpassung quasi ständig hinterher (GREGORIUS, 1985).

Auf den vorliegenden Fall angewandt bedeutet das, daß eine Provenienz tieferer Lagen wegen des Mitschleppens von "Kaltklimagenen" einen Teil der Wüchsigkeit einbüßen wird. Dafür besteht jedoch für den Fall einer Klimaveränderung eine hohe Wahrscheinlichkeit für das Überleben einiger Populationsmitglieder.

Eine andere Situation hat die Selektion an Extremstandorten von Hochlagenprovenienzen geschaffen, indem sie das Gleichgewicht stark in Richtung Adaptivität verschiebt. Die Populationen bestehen fast ausschließlich aus "Intensivatmern". Die Individuen sind hervorragend angepaßt, aber auch anfälliger gegenüber Umweltveränderungen. Die Auslöschung einer genetisch eingengten, peripheren Population durch Umweltereignisse ist kein ungewöhnliches Phänomen (STERN und ROCHE, 1974).

Dies soll Anlaß sein ins Bewußtsein zurückzurufen, daß nur mit standortgemäßem und genetisch vielfältigem Ausgangsmaterial ein gesunder und leistungsfähiger Wald erhalten werden kann.

## 5. Zusammenfassung

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Untersuchungen zur intraspezifischen Differenzierung der europäischen Lärche durchgeführt. Zu diesem Zweck erfolgten morphologische Untersuchungen sowie Isoenzym- und Monoterpenanalysen.

Zu den morphologischen Untersuchungen wurden von je 13 Bäumen von 16 Provenienzen die Längen der Stomatareihen auf der Oberseite von Kurztriebknospen im Verhältnis zur Nadellänge bestimmt. Diese relative Stomatareihenlänge (RSR) ist genetisch verankert und nimmt mit der Höhenlage von Provenienzen kontinuierlich zu. Herkünfte aus tiefen Lagen sind durch kurze RSR charakterisiert und unterscheiden sich dadurch von Hochlagenherkünften, bei denen relativ lange Schließzellenreihen vorherrschen.

Gegenstand der Isoenzymuntersuchungen waren Endosperme. Von zwölf Provenienzen, von denen Saatgut als gemischte Bestandsabsaaten oder als einzelbaumweise getrennte Samen vorlag, wurden 144 bis 180 Endosperme analysiert. Unterschiede in der Isoenzymkomposition der Provenienzen sind fast ausschließlich quantitativer Natur. Mit Hilfe von Cluster- und Diskriminanzanalyse lassen Allelhäufigkeitsunterschiede eine eindeutige Trennung von Alpen- und osteuropäischen Lärchenprovenienzen zu. Im Mittel sind 96% der gesamten Variabilität der Lärche innerhalb einer Population zu finden. Der durchschnittliche Heterozygotiegrad der Populationen ist mit 0,212 relativ gering.

Als Untersuchungsmaterial für Monoterpenanalysen dienten Primärknospen von je 12 Individuen halbjähriger, gleich erzogener Sammlinge. Von den acht identifizierten Komponenten erwies sich  $\Delta^3$ -Caren als am stärksten differenzierend. Damit ist eine klare Trennung von Westalpenprovenienzen gegenüber allen übrigen Herkünften zu erzielen.

Die praktische Konsequenz der Ergebnisse liegt darin, daß Saatgut zweifelhafter Herkunft anhand Isoenzymanalysen und mittels einer Diskriminanzfunktion eindeutig der Gruppe der krebshärteren und wüchsigeren Ostherkünfte, oder der der Alpenherkünfte zugeordnet werden kann. Diskutiert werden ferner Folgerungen aus den

Resultaten in Bezug auf die Taxonomie der Lärche und die Ökologie der beobachteten, provenienzspezifischen Stomatahäufigkeiten.

## 6. Literaturverzeichnis

- ALBRECHT, (-) (1934): Optimale Lärchenstandorte im östlichen Pommern. Z. Fo- u. Jgdw. 66: 449-462.
- ANONYMUS (1983): Laborpraxis. 4. Analytische Methoden. Birkhäuser, Basel. 198 S.
- BACHLER, J. (1969): Bericht über zwei Teilflächen des zweiten Internationalen Lärchen-Provenienzversuchs 1958/59 nach 8- bzw. 7jähriger Wuchszeit. Fw. Cbl. 88: 15-32.
- BACKHAUS, K.; ERICHSON, B.; PLINKE, W.; SCHUCHARD-FICHER, Ch.; WEIBER, R. (1987): Multivariate Analysemethoden. 4. Aufl. Springer, Berlin. 404 S.
- BARNES, B.V. (1977): The International Larch Provenance Test in southeastern Michigan, USA. Silv. Gen. 26: 145-148.
- BARTELS, H. (1971a): Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophyte of *Picea abies*. Planta 99: 283-289.
- BARTELS, H. (1971b): Isoenzyme und ihre Bedeutung für Forstpflanzenzüchtung und -genetik. AFZ 26: 50-52.
- BEHRNDT, M. (1981): Genetische Untersuchungen bei europäischer Lärche (*Larix decidua* MILL.) und Japanischer Lärche (*Larix leptolepis* G.). Forstwiss. Dipl. Arbeit, Univ. Göttingen.
- BERGMANN, F. (1971): Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. I. Möglichkeiten für genetische Zertifizierung von Forstsaatgut. AFJZ 142: 278-280.
- BERGMANN, F. (1973): Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. II. Genetische Kontrolle von Esterase- und Leucinaminopeptidase-Isoenzymen im haploiden Endosperm ruhender Samen. Theor. Appl. Genet. 43: 222-225.
- BERGMANN, F. (1974): The genetics of some isoenzyme systems in spruce endosperm (*Picea abies*). Genetika 6: 353-360.
- BERGMANN, F. (1983): Nachweis der Variation am einzelnen Genloci. Forum-Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Ber. 2. Arbeitstagung, Göttingen 1982, S. 37-40.
- BERGMANN, F. (1988): Untersuchungen der genetischen Differenzierung der Fichte in den Seetaler Alpen an Enzym-Genloci. Forum-Genetik-Wald-Forstwirtschaft. 5. Arbeitstagung, Innsbruck, 1988. Schriftenreihe Forstl. Bundesversuchsanst. Wien 28: 163-172.
- BERGMANN, F.; RUETZ, W. (1987): Identifizierung von Hybridlärchensaatgut aus Samenplantagen mit Hilfe eines Isoenzym-Markers. Silv. Gen. 36: 102-105.
- BERGS, S. (1981): Optimalität bei Clusteranalysen, Diss. Münster. Zitiert nach BACKHAUS et al., (1987).
- BLACKMANN, F. (1895): Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. No. II. On the paths of gaseous exchange between aerial leaves and the atmosphere. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 186: 503-562.

- BORATYNSKI, A. (1986): Systematics and geographical distribution. In: BIALOBOK, S. (ed.): *Modrzewie. Larix Mill.* Tom 6 S. 63-108. Polska Akademia Nauk, Instytut Dendrologii, Kornik.
- BOUVAREL, P.; LEMOINE, M. (1958): Races de mélèze et grosseur des graines. *Rev. For. Franc.* 5: 348-350.
- BROWN, A.H.D.; WEIR, B.S. (1983): Measuring genetic variability in plant populations. In: TANSKLEY, S.D.; ORTON, T.J. (eds.): *Isozymes in plant genetics and breeding, Part A.* Elsevier, Amsterdam. S. 443-472.
- BROWN, H.T.; ESCOMBE, F. (1905): Researches on some of the physiological process of green leaves, with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. *Proc. Roy. Soc. London (B)* 76: 29-111.
- BUJTENEN, v. J.P.; STERN, K. (1967): Marginal populations and provenance research. XIV. IUFRO Kongress, München III, S. 319-331.
- BURGER, H. (1943): Frostscha den und Lärchensterben. *Schweiz. Z. Forstw.* 94: 52-58.
- BURGER, H. (1944): Johannistriebe der Lärche. *Ztschft. ges. Forstw. (Kriegsgemeinschaftsausgabe aus Z. Fo-u. Jgdw. u. Cbl. ges. Fw.)* 76/70: 10-12.
- BÜRGI, A. (1987): Untersuchung zur Wahl der geeigneten Provenienzen und Standorte für den Anbau der Lärche außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets in der Schweiz. Diss. Nr. 8395, ETH Zürich.
- CHAMBERS, S.M.; BAYLESS, J.W. (1983): Systematics, conservation and the measurement of genetic diversity. In: SCHONEWALD-COX, C.M.; CHAMBERS, S.M.; Mac BRYDE, B.; THOMAS, L. (eds.): *Genetics and conservation.* Benjamin/Cummings, London. S. 349-367.
- CHELIAK, W.M.; PITEL, J.A. (1985): Inheritance and linkage of allozymes in *Larix laricina*. *Silv. Gen.* 34: 142-147.
- CHUDNYI, A.V. (1982): Composition of turpentines and the taxonomy of larch in the USSR. *Lesovedenie* 3: 32-40.
- CIESLAR, A. (1899): Neues aus dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl. *Cbl. ges. Forstw.* 5: 49-74, 99-117.
- CIESLAR, A. (1904): Waldbauliche Studien über die Lärche. *Cbl. ges. Forstw.* 30: 1-25.
- CIESLAR, A. (1907): Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau. *Cbl. ges. Forstw.* 33: 1-19, 49-62.
- CIESLAR, A. (1914): Studien über die Alpen- und Sudetenlärche. *Cbl. ges. Forstw.* 40: 171-184.
- CONKLE, M.T.; HODGSKISS, P.D.; NUNNALLY, L.B.; HUNTER, S.C. (1982): Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. General Technical Report PSW - 64. Berkely, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. 18 S.
- COPES, D.L.; BECKWITH, R.C. (1977): Isoenzyme identifikation of *Picea glauca*, *P. sitchensis*, and *P. lutzii* populations. *Bot. Gaz.* 138: 512-521.

- CRAWFORD, D.J. (1983): Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In: TANKSLEY, S.D.; ORTON, T.J. (eds.): Isozymes in plant genetics and breeding, Part A. Elsevier, Amsterdam. S. 257 -287.
- DEICHSEL, G.; TRAMPISCH, H.J. (1985): Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. Gustav Fischer, Stuttgart. 135 S.
- DENGLER, A. (1942): Ein Lärchenherkunftsversuch in Eberswalde. Z. Fo- u. Jgdw. 74: 152-179.
- DIXON, W.J. (ed.) (1985): BMDP statistical software manual. University of California Press, Berkely. 733 S.
- DOBZHANSKY, Th. (1939): Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Gustav Fischer, Jena. 252 S.
- DOTZEL, (-) (1905): Einiges zur Lärchen-Anbaufrage. Fw. Cbl. 27: 356-362.
- EL-KASSABY, Y.A. (1981): Genetic interpretation of malate dehydrogenase isozymes in some conifer species. J. Hered. 72: 451-452.
- ENGLER, A. (1905): Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 8: 81-235.
- ERNST, S.G.; KEATHLEY, D.E.; HANOVER, J.W. (1987): Inheritance of isozymes in seed and bud tissues of Blue and Engelmann Spruce. Genome 29: 239-246.
- FALKENHAGEN, E.R. (1985): Isoenzyme studies in provenance research of forest trees. Theor. Appl. Genet. 69: 335-347.
- FANKHAUSER, (-) (1919): Zur Kenntnis der Lärche. Z. Fo- u. Jgdw. 51: 289-297.
- FINKENSTEIN, B. (1987): Lärchenprovenienzversuche in der Tschechoslowakei. Forstarchiv 58: 202-205.
- FINS, L.; SEEB, L.W. (1986): Genetic variation in allozymes of Western Larch. Can. J. For. Res. 16: 1013-1018.
- FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1. Gustav Fischer, Jena. 480 S.
- FISCHER, F. (1950): Die Jugendentwicklung von Lärchen verschiedener Herkunft auf verschiedenen Standorten. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 26: 469-497.
- FISCHER, F.; RIEGER, G. (1965): Einige Ergebnisse aus einem Lärchenanbauversuch im Hochschwarzwald. Schweiz. Z. Forstw. 116: 835-845.
- FORREST, G.J. (1980): Geographic variation in the monoterpenes of Pinus contorta oleoresin. Biochem. System. Ecol. 8: 343-359.
- FRENZEL, B. (1964): Über die offene Vegetation der letzten Eiszeit am Ostrande der Alpen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 103/104: 110-143.
- FRÖMLING, (-) (1902): Ein Beitrag zur Lärchenfrage. Z. Fo- u. Jgdw. 34: 279 - 286.
- FURNIER, G.R.; ADAMS, W.T. (1986): Geographic patterns of allozyme variation in Jeffrey Pine. Am. J. Bot. 73: 1009-1015.

- GATHY, P. (1959a): Contribution à l'étude des races du mélèze d'Europe (*Larix decidua* MILL.). Trav. Stat. de Rech. des Eaux et Forêts, Serie B, Nr. 22.
- GATHY, P. (1959b): A propos du mélèze d'Europe en Belgique. Determination de l'origine des peuplements par l'analyse morphologique des cones. Bull. Soc. Roy. Forest. Belg. Aug./Sept.
- GENYS, J.B. (1960): Study of geographic variation in European Larch. New Hampshire For. Recr. Comm. Bull. 13: 1-100.
- GIERTYCH, M. (1979): Summary of results on European Larch (*Larix decidua* Mill.) height growth in the IUFRO 1944 provenance experiment. Silv. Gen. 28: 244-256.
- GOHRN, V. (1957): Proveniensenforsøg med laerk. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark 23: 1-124.
- GOTTLIEB, L.D. (1977): Electrophoretic evidence and plant systematics. Ann. Miss. Bot. Gard. 64: 161-180.
- GREGORIUS, H.R. (1974): Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silv. Gen. 23: 22-27.
- GREGORIUS, H.R. (1985): Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Ber. 4. Arbeitstagung Göttingen 1985, S. 13-22.
- GREGORIUS, H.R. (1987): The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. Theor. Appl. Genet. 74: 397-401.
- GREGORIUS, H.R.; BERGMANN, F.; MÖLLER-STARCK, G.; HATTEMER, H.H. (1979): Genetische Implikationen waldbaulicher und züchterischer Maßnahmen. AFJZ 150: 30-41.
- GREGORIUS, H.R.; HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F. (1984): Über Erreichtes und kaum Erreichbares bei der "Identifikation" forstlichen Vermehrungsgutes. AFJZ 155: 201-214.
- GREGORIUS, H.R.; HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F.; MÖLLER-STARCK, G. (1985): Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. Silv. Gen. 34: 230-241.
- GRILL, D.; ESTERBAUER, H.; BIRKNER, M. (1980): Untersuchungen über die Peroxidaseaktivität in Lärchennadeln. Beitr. Biol. Pflanzen 55: 67-76.
- GRILL, D.; ESTERBAUER, H.; BIRKNER, M.; KLANSEK, E. (1982): Die Peroxidase-Isoenzymmuster von *Picea abies*, *Abies alba* und *Larix decidua*. Phytion 22: 201-222.
- HAMRICK, J.L. (1983): The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: SCHONEWALD-COX, C.M.; CHAMBERS, S.M.; Mac BRYDE, B.; THOMAS, L. (eds.): Genetics and conservation. Benjamin/Cummings, London. S. 335-348, 500-508.
- HARTMANN, F.K. (1963): Welche Bedeutung haben die natürlichen Waldgesellschaften für die Ausbildung von Baumartenrassen bzw. Ökotypen im Gebirge? Silv. Gen. 12: 175-178.
- HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F. (1987): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. J.D. Sauerländers Verlag, Frankfurt/Main. 268 S.

- HERRMANN, (-) (1933): Die Sudetenlärche. Thar. Forstl. Jb. 84: 363-431.
- HOLZER, K. (1967): Das Wachstum des Baumes in seiner Anpassung an zunehmende Seehöhe. Ökologie der alpinen Waldgrenze. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien 75: 427-456.
- HRUBY, K.; GOTHARD, V.J. (1934): Biometrika jeklic a sisek Larix decidua Mill., L. sudetica Dom. a L. polonica Racib. Rozpravy II. trsdy ceske Akademie XLIV, cl. 19: 1-23.
- HUNTER, R.L.; MARKERT, C.L. (1957): Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. Science 125: 1294-1295.
- KALELA, A. (1937): Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. Mitt. Forstl. Forschungsanst. Finnland 26.
- KIRCHNER, v. O.; LOEW, E.; SCHRÖTER, C. (1908): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. I, Abteilung 1. Eugen Ulmer, Stuttgart. 736 S.
- KÖLLNER, E. (1969): Beitrag zur Frage der Herkunft der europäischen Lärche im badischen Bodenseegebiet. Diss. Nr. 4248, ETH Zürich.
- KÖNIG, A. (1986): Aufgaben und Probleme der Provenienzforschung. AFZ 41: 1274-1277.
- KÖPPEN, F.T. (1889): Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Rußlands und des Kaukasus. 2. Theil. Beitr. zur Kenntnis des Russischen Reiches und der angrenzenden Länder Asiens, Dritte Folge, Bd. 6: 1-592.
- KOSINSKI, G.; SZMIDT, A.E. (1984): Isoelectric focusing of acid phosphatase and esterase from European Larch (Larix decidua). Arboretum Kornickie 29: 73-80.
- KÖSTLER, J. (1954): Vorwort zu PLOCHMANN (1954).
- KRACHT, W. (1917): Zur Kenntnis der Entwicklung und der Inhaltsstoffe der Nadeln der Coniferen im ersten Jahre. Beih. Bot. Cbl. 34: 493-562.
- KRAL, F. (1962): Vergleichende Transpirationsstudien an Herkunftsfeldern der europäischen Lärche. Cbl. ges. Forstw. 79: 222-238.
- KRAL, F. (1966): Der osmotische Wert des Nadelpreßsaftes von Lärchenherkunftsfeldern als Mittel zur Frühdiagnose ihrer Trockenresistenz. Forstpflanzen-Forstsaamen 4.
- KRAL, F. (1967): Untersuchungen zur Physiologie und Ökologie des Wasserhaushalts von Lärchenrassen. Ber. Dt. Bot. Ges. 80: 145-154.
- KRAL, F. (1979): Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. Veröff. Inst. Waldbau Univ. Bodenkultur, Wien. 175 S.
- LANG, K.J. (1976): Unterschiede in der Monoterpenzusammensetzung des Harzes einjähriger Lärchenzweige. Fw. Cbl. 95: 142-147.
- LANGNER, W. (1935): Bestandesgeschichtliche Untersuchungen über Samenherkunft und ihre forstliche Bedeutung. Thar. Forstl. Jb. 86: 1-47.
- LARIONOVA, A.Y.; MILYUTIN, L. (1981): Investigation of the intraspecific differentiation of Siberian Larch with the aid of isozyme spectra. Lesovedenie 2: 3-11.

- LEIBUNDGUT, H. (1959): Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft. 2. Mitteilung: Der jährliche Verlauf des Höhenwachstums. Schweiz. Z. Forstw. 110: 309-314.
- LEIBUNDGUT, H. (1962): Der Photoperiodismus als Mittel der Lärchenrassenforschung. Schweiz. Z. Forstw. 113: 332-333.
- LEIBUNDGUT, H. (1963): Zur Anwendung von Kurztestmethoden in der Baumrassenforschung. Schweiz. landw. Forschung 3: 173-185.
- LEIBUNDGUT, H. (1967): Untersuchungen über die Ergebnisse des Lärchenanbaus im schweizerischen Mittelland. Schweiz. Z. Forstw. 118: 183-208.
- LEIBUNDGUT, H. (1983): Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft. 3. Mitteilung: Die Verkernung junger Lärchen. Schweiz. Z. Forstw. 134: 61-62.
- LEIBUNDGUT, H. (1985): Beiträge zur Unterscheidung von Lärchenrassen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 123: 293-301.
- LEIBUNDGUT, H. (1987): Lärchenrassen und deren Eignung für den Anbau im schweizerischen Mittelland. Schweiz. Z. Forstw. 138: 815-820.
- LEIBUNDGUT, H.; DAFIS, S.; BENZECON, M. (1964): Etudes sur diverses provenances de mélèze européen (*Larix decidua* Mill.) et la variabilité de leur infection par le chancre de mélèze (*Dasyscypha willkommii* Hart.). Schweiz. Z. Forstw. 115: 255-260.
- LEIBUNDGUT, H.; KUNZ, R. (1952): Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft. 1. Mitteilung: Ergebnisse von Anbauversuchen. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 28: 408-495.
- LIENERT, G.A. (1973): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik Bd. I. 2. Aufl. Verlag Anton Hain, Meisenheim am Glan. 736 S.
- LOOMIS, W.D.; BATTLE, L. (1966): Plant phenolic compounds and the isolation of plant enzymes. Phytochem. 5: 423-438.
- LUNDKVIST, K. (1977): Inheritance of esterase in needles and endosperms of Norway Spruce (*Picea abies* K.). Hereditas 87: 27-32.
- LUNDKVIST, K. (1979): Allozyme frequency distributions in four Swedish populations of Norway Spruce (*Picea abies* K.). I. Estimations of genetic variation within and among populations, genetic linkage and a mating system parameter. Hereditas 90: 127-143.
- LUNDKVIST, K.; RUDIN, D. (1977): Genetic variation in eleven populations of *Picea abies* as determined by isoenzyme analysis. Hereditas 85: 67-74.
- MAC DONALD, J.A. (1937): Second report on a forestry commission. Investigation into various races of European Larch. Scott. For. J. 51: 30-38.
- MADZIARA-BORUSIEWICZ, K. (1983): Zeiraphera diniara (Lep., Tortricidae) and the chemical composition of the needles of the larch (*Larix decidua* Mill.) from the alps and from the polish mountains. Z. Angew. Entom. 95: 414-417.
- MARKERT, C.L.; MÖLLER, F. (1959): Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic and species specific patterns. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 45: 753-763.

- MAUVE, K. (1932): Die polnische Lärche. Mitt. Dt. Dendrolog. Ges. 44: 359-363.
- MAYER, H. (1961): Waldbauliche Beiträge zur genetischen Beurteilung der Lärche. Fw. Cbl. 80: 29-48.
- MAYER, H. (1980): Waldbau. 2. Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart. 483 S.
- Mc COMB, A.L. (1955): The European Larch: its races, site requirements and characteristics. For. Sci. 1: 298-318.
- Mc MULLAN, E.E.; EBELL, L.F. (1970): Disc electrophoresis of soluble proteins of conifer foliage. Phytochem. 9: 2281-2285.
- MEJNARTOWICZ, L.; BERGMANN, F. (1975): Genetic studies of European Larch (*Larix decidua* Mill.) employing isoenzyme polymorphism. Gen. Pol. 16: 29-35.
- MERKEL, O. (1971): Ein internationaler Provenienzversuch mit europäischer Lärche auf der Schwäbischen Alb bei Immendingen (Donau). AFZ 26: 450-451.
- MERKLE, S.A.; ADAMS, W.T. (1987): Patterns of allozyme variation within and among Douglas-fir breeding zones in southwest Oregon. Can. J. For. Res. 17: 402-407.
- MERXMÜLLER, H. (1967). Chemotaxonomie? Ber. Dt. Bot. Ges. 80: 608-620.
- MITTON, J.B. (1983): Conifers. In: TANSKLEY, S.D.; ORTON, T.J. (eds.): Isozymes in plant genetics and breeding, Part B. Elsevier, Amsterdam. S. 443-472.
- MORAN, G.F.; BELL, J.C. (1987): The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia. Theor. Appl. Genet. 73: 616-622.
- MORRIS, R.W.; SPIETH, P.T. (1978): Sampling strategies for using female gametophytes to estimate heterozygosity in conifers. Theor. Appl. Genet. 51: 217-222.
- MÜLLER-STARK, G. (1985): Recips for starch gel electrophoresis. Unveröff. Manuskript d. Inst. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Univ. Göttingen. 4 S.
- MÜNCH, E. (1933): Das Lärchenrätsel als Rassenfrage. Thar. Forstl. Jb. 84: 438-531.
- MÜNCH, E. (1935a): Das Lärchenrätsel als Rassenfrage. 2. Mitteilung: Die Lärche im Seeklima. Zschft. Fo- u. Jgdw. 67: 421-442, 483-500.
- MÜNCH, E. (1935b): Die Tiroler Lärche in Schlitz. AFJZ 111: 217-221.
- MÜNCH, E. (1935c): Nochmals die Tiroler Lärche in Schlitz. AFJZ 111: 344-345.
- MÜNCH, E. (1936): Das Lärchensterben. Fw. Cbl. 58: 469-494, 537-562, 581-590, 641-671.
- MÜNCH, E. (1938): Die Lärche im Spessart. Fw. Cbl. 60: 284-290.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. Am. Nat. 106: 283-292.
- NEI, M. (1973): Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70: 3321-3323.

- NORUSIS, M.J. (1986): SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT. Advanced statistics. SPSS Inc. Chicago.
- OHLENSCHLAGER, G.; BERGER, I.; DEPNER, W. (1980): Synopsis der Elektrophoresetechniken. G-I-T Verlag Ernst Giebel, Darmstadt. 274 S.
- O'MALLEY, D.M.; ALLENDORF, F.W.; BLAKE, G.M. (1979): Inheritance of isoenzyme variation and heterozygosity in *Pinus ponderosa*. Biochem. Genet. 17: 233-250.
- PAES, R. (1935): Die Geschichte der Lärche im Braunschweigischen als Beitrag zur Lärchen-Rassenfrage. Thar. Forstl. Jb. 86: 281-330.
- PINTARIC, K. (1973): Stammqualität von Lärchen verschiedener Herkunft. AFJZ 144: 65-67.
- PIRKTL, L. (1983): Probleme und Algorithmen der Clusteranalyse unter besonderer Berücksichtigung der Anwendung auf die landwirtschaftliche Typisierung. Diss. Nr. 7418, ETH Zürich.
- PISEK, A.; WINKLER, E. (1958): Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link.) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 51: 518-543.
- PLOCHMANN, R. (1954): Der Lärchenanbau im südlichen Frankenjura. Forstwiss. Forsch. 4: 42-68.
- PRAKASH, S.; LEWONTIN, R.C.; HUBBY, J.L. (1969): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Pattern of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 61: 841-858.
- REGEL, v. C. (1930): *Larix sibirica*, *Larix europaea*, *Larix polonica*. Ein zoologischer Vergleich. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 6: 211-236.
- REHFELDT, G.E.; LESTER, D.T. (1969): Specialisation and flexibility in genetic systems of forest trees. Silv. Gen. 18: 118-123.
- ROHMEDER, E. (1972): Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Paul Parey, Hamburg. 273 S.
- ROHMEDER, E.; SCHÖNBACH, H. (1959): Genetik und Züchtung der Waldbäume. Paul Parey, Hamburg. 338 S.
- RUBNER, K. (1934): Die pflanzengeographisch-ökologischen Grundlagen des Waldbaus. 3. Aufl. Neumann, Neudamm. 597 S.
- RUBNER, K. (1938): Die Ergebnisse zweier Lärchenherkunftsversuche im Tharandter Wald. Thar. Forstl. Jb. 89: 465-489.
- RUBNER, K. (1939): Die polnische Lärche. DDF 21: 1005-1008, 1027.
- RUBNER, K. (1941): Die Ergebnisse zehnjähriger Lärchenherkunftsversuche im Erzgebirge. Thar. Forstl. Jb. 92: 15-48.
- RUBNER, K. (1943): Das Areal der Sudetenlärche. Thar. Forstl. Jb. 94: 1-99.
- RUBNER, K. (1951): Die Tatalärche. Fw. Cbl. 70: 129-161.
- RUBNER, K. (1952): Verbreitung und Rassen der Lärche. AFZ 7: 229-331.
- RUBNER, K. (1954): Zur Frage der Entstehung der alpinen Lärchenrassen. Ztschr. Forstgen. u. Forstpflanzenzüchtung 3: 49-51.

- RUBNER, K.; SVOBODA, P. (1944): Untersuchungen an Lärchenzapfen verschiedener Herkunft. *Intersylva* 4: 121-146.
- RUDIN, D.; EKBERG, I. (1977): Linkage studies in *Pinus sylvestris* L. - using macrogametophyte allozymes. *Silv. Gen.* 27: 1-12.
- SACHS, L. (1978): *Angewandte Statistik*. 5. Aufl. Springer, Berlin. 552 S.
- SCHADELIN, W. (1941): Ergebnisse der Lärchenforschungen von Prof. Dr. Ernst Münch und waldbauliche Folgerungen. *Schweiz. Z. Forstw.* 92: 41-49, 67-79.
- SCHILLER, G.; CONKLE, M.T.; GRUNWALD, C. (1985): Local differentiation among mediterranean populations of Aleppo Pine in their isozymes. *Silv. Gen.* 35: 11-19.
- SCHMIDT, W. (1957): Die Sicherung von Frühdiagnosen bei langlebigen Gewächsen. *Der Züchter (Sonderh.)* 4): 36-39.
- SCHMIDT, W. (1966): Die Darren und die Frühtestung bei der Saatgutenerkennung. In: *Fortschritte des forstlichen Saatgutwesens*. II. Mitt. Hess. Landesforstverwaltung 4: 100-109.
- SCHMUCKER, T. (1962): Über den Jahresgang des osmotischen Wertes bei Standortsrassen von *Pseudotsuga* und *Larix*. *Flora* 152: 480-508.
- SCHNEIDER, R.E. (1978): Pollenanalytische Untersuchungen zur Kenntnis der spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte am Südrand der Alpen zwischen Turin und Varese (Italien). *Bot. Jb. Syst.* 100: 26-109.
- SCHNEIDER, R.E. (1985): Palynologic research in the southern and southeastern alps between Torino and Trieste (Italy). *Diss. Bot.* 87: 87-103.
- SCHOBER, R. (1935a): Die Schlitzer Lärche, ein Beitrag zur Lärchenfrage. *AFJZ* 111: 73-87, 121-137, 147-168.
- SCHOBER, R. (1935b): Nochmals die Schlitzer Lärche. *AFJZ* 111: 336-344.
- SCHOBER, R. (1949): *Die Lärche*. Verlag M. u. H. Schaper, Hannover. 285 S.
- SCHOBER, R. (1958): Ergebnisse von Lärchen-Art- und Provenienzversuchen. *Silv. Gen.* 7: 137-154.
- SCHOBER, R. (1967): Phänologie und Höhenwachstum der Lärche im Jahresverlauf in ihrer Abhängigkeit von Provenienz und Witterung. *AFJZ* 138: 65-75, 97-107.
- SCHOBER, R. (1969): Schaftgüte-Ansprache in Lärchen-Provenienzversuchsflächen und Ergebnisse des Lärchenherkunftsversuches Haard in Haltern. *AFJZ* 140: 1-12.
- SCHOBER, R. (1977): Vom II. Internationalen Lärchenherkunftsversuch. Ein Beitrag zur Lärchenherkunftsfrage. *Schriftenreihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Mitt. Niedersächs. Forstl. Versuchsanst.* 49. 359 S.
- SCHOBER, R. (1985): Neue Ergebnisse des II. Internationalen Lärchenherkunftsversuchs von 1958/59 nach Aufnahmen von Teilversuchen in 11 europäischen Ländern und der USA. *Schriftenreihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Mitt. Niedersächs. Forstl. Versuchsanst.* 83. 164 S.

- SCHOTTE, G. (1918): Die Lärche und ihre Bedeutung für den schwedischen Waldbau. Naturwiss. Z. Forst- u. Landw.-schaft 16: 338-357.
- SCHREIBER, M. (1923): Beiträge zur Biologie und zum Waldbau der Lärche unter besonderer Berücksichtigung des physiologischen Prozesses der Transpiration. II. Teil. Cbl. ges. Forstw. 49: 11-45.
- SCHREIBER, M. (1940): Beitrag zur Kenntnis der forstlichen und biologischen Eigenschaften einiger Klimarassen der europäischen Lärche (*Larix decidua* Mill.). Cbl. ges. Forstw. 66: 149-166, 180-190, 206-219, 221-252.
- SCHREIBER, M. (1944): Über Unterschiede in der Berindung und Verkernung bei Standortsrassen der europäischen Lärche. Fw. Cbl. u. Thar. Forstl. Jb. (Kriegsgemeinschaftsausgabe) 65: 73-102.
- SCHREIBER, M. (1960): Zur physiologischen Reaktionsweise von Provenienzen der europäischen Lärche (*Larix decidua* Mill.), der Japanlärche (*Larix leptolepis* Gord.) und der sibirischen Lärche (*Larix sibirica* Ledeb.) auf gleiche Umweltbedingungen. Cbl. ges. Forstw. 77: 18-26.
- SCHREIBER, M. (1961): Zur physiologischen Reaktionsweise von Provenienzen der Europäischen Lärche (*Larix decidua* Mill.), der Japanlärche (*Larix leptolepis* Gord.) und der sibirischen Lärche (*Larix sibirica* Ledeb.) auf gleiche Umweltbedingungen. III. Neuere Untersuchungen. Cbl. ges. Forstw. 78: 1-17, 93-105.
- SCHREIBER, M. (1964): Über neuere Ergebnisse auf dem Gebiet der Lärchenrassenbiologie. Schweiz. Z. Forstw. 17: 44-74.
- SCHREIBER, M.; KRAL, F. (1963): Weitere Untersuchungen über waldbaulich beachtenswerte physiologische Reaktionsweisen von Herkünften der europäischen Lärche. Cbl. ges. Forstw. 80: 197-217.
- SCHROEDER, S. (1986): Isoenzym-Untersuchungen als Arbeitsmethode der Forstpflanzenzüchtung. Mitt. Vereins Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung 32: 81-85.
- SEEHOLZER, M. (1938): Die Lärche im Spessart. Fw. Cbl. 60: 233-244, 278-284.
- SHAW, C.R. (1969): Isozymes: classification, frequency and significance. Intern. Rev. Cytol. 25: 297-332.
- SIMAK, M. (1958): The Slovak Larch. Statens skogsforskning-institut, Uppsater 57.
- SIMAK, M. (1962): Karyotype analysis of *Larix decidua* Mill. from different provenances. Meddelanden från Statens skogsforskning-institut 51.
- SIMAK, M. (1967): Seed weight of larch from different provenances (*Larix decidua* Mill.). Stud. For. Suecica 57.
- SPEER, W. (1941): Über den Anbau der europäischen Lärche in Württemberg im vorigen Jahrhundert. AFJZ 117: 57-63.
- SPERBER, G. (1962): Die Lärche. Forstw. Forsch. 16: 18-57.
- SQUILLACE, A.E. (1976): Analysis of monoterpenes of conifers by gas-liquid chromatography. In: MIKSCHÉ, J.P. (ed.): Modern methods in forest genetics. Springer, Berlin. S. 120-141.

- SRODON, A. (1986): The larch in the quaternary of Poland against a background of an outline of the history of its occurrence in Europe. In: BIALOBOK, S. (ed.): *Modrzewie. Larix MILL.* Tom 6 S. 11-61. Polska Akademia Nauk, Instytut Dendrologii, Kornik.
- STAIRS, G.R. (1968): Monoterpene composition of *Larix*. *Silv. Gen.* 17: 182-186.
- STEBBINS, G.L. (1970): Variation and evolution in plants: progress during the last twenty years. In: HECHT, M.K.; STEERE, W.C. (eds.): *Essays in evolution and genetics*. Appleton Century Crofts, New York. S. 173-208.
- STERN, K. (1956): Rassenbildung und Bestandesanerkennung. *Der Züchter* 26: 285-287.
- STERN, K.; ROCHE, L. (1974): *Genetics of forest ecosystems*. Springer, Berlin. 330 S.
- SZMIDT, E. (1979): Inheritance of catalase multiple forms in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) endosperm. *Arboret. Kornickie* 24: 105-110.
- TROEGER, H. (1962): Die Lärchenprovenienzversuche in Württemberg. *AFJZ* 133: 127-144.
- TSCHERMAK, L. (1932): Die natürliche Holzartenverbreitung (mit besonderer Berücksichtigung der Lärche) und die ökologischen Bedingungen im Waldviertel und Dunkelsteiner Wald in Niederösterreich. *Cbl. ges. Forstw.* 58: 73-106.
- TSCHERMAK, L. (1935): Die Verbreitung der Lärche in den Ostalpen. *Mitt. Forstl. Versuchswesen Österreichs* 43. Julius Springer, Wien. 316 S.
- VARMA, J.C. (1949): A study of the variation of morphological characters within special reference to European Larch of different provenances (*Larix decidua* Mill.). *Forestry* 23: 20-30.
- VINCENT, G. (1958): Lärchentypen in Mitteleuropa. *Schweiz. Z. Forstw.* 109: 506-519.
- WACHTER, H. (1964): Über den Stammkrebsbefall an der europäischen Lärche. *Fw. Cbl.* 83: 257-281.
- WACHTER, H. (1969): Frost als Ursache des Lärchensterbens. *Forstarchiv* 40: 53-62.
- WEGMÖLLER, S. (1977): Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphine). Paul Haupt, Bern. 185 S.
- WETTSTEIN, v. W. (1946): Alpenlärchenrassen. *Der Züchter* 17: 40-44.
- WHEELER, N.C.; GURIES, R.P.; O'MALLEY, D.M. (1983): Biosystematic of the genus *Pinus*, subsection *contortae*. *Biochem. Syst. Ecol.* 11: 333-340.
- WILHELM, K. (1883): Über die Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 1: 325-330.
- YANG, J.Ch.; CHING, T.M.; CHING, K.K. (1977): Isoenzyme variation of coastal Douglas Fir I. A study of geographic variation in three enzyme systems. *Silv. Gen.* 26: 10-18.

- YAZDANI, R.; NILSSON, J.E.; ERICSSON, T. (1985): Geographic variation in relative proportion of monoterpenes in cortical oleoresin of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Silv. Gen.* 34: 201-208.
- YAZDANI, R.; NILSSON, J.E. (1986): Cortical monoterpene variation in natural populations of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scan. J. For. Res.* 1: 85-93.
- YEH, F.C.; ARNOTT, J.T. (1986): Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca* and their hybrids. *Can. J. For. Res.* 16: 791-798.
- YEH, F.C.; CHELIAK, W.M.; DANCKIK, B.P.; ILLINGSWORTH, K.; TRUST, D.C.; PRYHITKA, B.A. (1985): Population differentiation in Lodgepole Pine, *Pinus contorta* ssp. *latifolia*: a discriminant analysis of allozyme variation. *Can. J. Gen. Cytol.* 27: 210-218.
- YEH, F.C.; LAYTON, C. (1979): The organisation of central and marginal populations of Lodgepole Pine *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Can. J. Genet. Cytol.* 21: 487-503.
- YEH, F.C.; O'MALLEY, D.M. (1980): Enzyme variation in natural populations of Douglas Fir, *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) Franco, from British Columbia. 1. Genetic variation patterns in coastal populations. *Silv. Gen.* 29: 83-92.
- ZIEHE, M. (1983): Quantifizierung genetischer Variation. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Ber. 2. Arbeitstagung Göttingen 1982, S. 41-49.
- ZOLLER, H. (1981). *Larix*. In: HEGI, G. (Begr.): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Band I, Teil 2. Paul Parey, Berlin. S. 63-71.
- ZOLYOMI, B. (1953): Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. *Acta Biol. Acad. Sci. Hun.* 4: 367-430.



## Anhang

|           | SKDH-B |     |      |      |      | G6PDH- |      |      |      |      | 6PGDH |      |     |       |     | MDH-D |       |      |   |       | MDH-A |  |  |  |  |
|-----------|--------|-----|------|------|------|--------|------|------|------|------|-------|------|-----|-------|-----|-------|-------|------|---|-------|-------|--|--|--|--|
|           | 6      | 5   | 4    | 3    | 2    | 1      | 3    | 2    | 1    | 3    | 2     | 1    | 3   | 2     | 1   | 3     | 2     | 1    | 3 | 2     | 1     |  |  |  |  |
| Mala Wies | 0      | 0   | 47,8 | 21,8 | 4,3  | 26,1   | 56,5 | 39,2 | 4,3  | 78,3 | 8,7   | 13,0 | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 93,1  | 8,7  | 0 | 93,1  | 8,7   |  |  |  |  |
|           | 4,3    | 0   | 60,9 | 17,4 | 4,3  | 13,1   | 52,2 | 43,5 | 4,3  | 60,9 | 26,1  | 13,0 | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 82,6  | 17,4 | 0 | 82,6  | 17,4  |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 56,5 | 26,1 | 0    | 17,4   | 34,8 | 52,2 | 13,0 | 69,6 | 26,1  | 4,3  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 91,3  | 8,7  | 0 | 91,3  | 8,7   |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 60,9 | 17,4 | 4,3  | 17,4   | 30,5 | 60,8 | 8,7  | 73,9 | 17,4  | 8,7  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 86,9  | 13,1 | 0 | 86,9  | 13,1  |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 69,6 | 17,4 | 0    | 13,0   | 43,5 | 52,2 | 4,3  | 73,9 | 17,4  | 8,7  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 78,3  | 21,7 | 0 | 78,3  | 21,7  |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 47,8 | 21,8 | 0    | 30,4   | 34,8 | 56,6 | 8,7  | 69,6 | 21,7  | 8,7  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 82,6  | 17,4 | 0 | 82,6  | 17,4  |  |  |  |  |
| Lysa Gora | 0      | 0   | 79,2 | 8,3  | 12,5 | 0      | 25,0 | 37,5 | 37,5 | 83,3 | 8,3   | 8,3  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 87,5  | 12,5 | 0 | 87,5  | 12,5  |  |  |  |  |
|           | 4,2    | 0   | 79,2 | 4,2  | 4,2  | 12,5   | 29,2 | 45,8 | 25,0 | 83,3 | 16,7  | 0    | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 4,2    | 8,3 | 70,8 | 8,3  | 8,3  | 4,2    | 12,5 | 58,3 | 29,2 | 58,3 | 25,0  | 16,7 | 0   | 95,8  | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 50,0 | 20,8 | 12,5 | 8,3    | 4,2  | 50,0 | 45,8 | 66,7 | 20,8  | 12,5 | 0   | 91,7  | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
|           | 4,2    | 0   | 54,2 | 29,2 | 8,3  | 4,2    | 20,8 | 54,2 | 25,0 | 70,8 | 25,0  | 4,2  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
|           | 8,3    | 4,2 | 58,3 | 20,8 | 8,3  | 0      | 16,7 | 54,2 | 29,2 | 83,3 | 16,7  | 0    | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 87,5  | 12,5 | 0 | 87,5  | 12,5  |  |  |  |  |
| Ruda      | 0      | 0   | 37,5 | 37,5 | 20,8 | 4,2    | 4,2  | 70,8 | 25,0 | 83,3 | 12,5  | 4,2  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 54,2 | 20,8 | 12,5 | 4,2    | 12,5 | 50,0 | 37,5 | 79,2 | 16,7  | 4,2  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 4,2    | 0   | 62,5 | 16,7 | 16,7 | 0      | 4,2  | 66,6 | 29,2 | 83,3 | 12,5  | 4,2  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 50,0 | 12,5 | 29,2 | 8,3    | 12,5 | 75,5 | 12,5 | 79,2 | 16,7  | 4,2  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 50,0 | 25,0 | 20,8 | 4,2    | 8,3  | 66,6 | 25,0 | 79,2 | 12,5  | 8,3  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 54,2 | 12,5 | 16,7 | 8,3    | 4,2  | 66,6 | 29,2 | 66,7 | 20,8  | 12,5 | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
| Sudeten   | 0      | 0   | 66,6 | 16,7 | 16,7 | 0      | 12,5 | 29,2 | 58,3 | 79,2 | 12,5  | 8,3  | 4,2 | 95,8  | 0   | 0     | 95,8  | 4,2  | 0 | 95,8  | 4,2   |  |  |  |  |
|           | 4,2    | 0   | 58,3 | 20,8 | 16,7 | 0      | 33,3 | 50,0 | 16,7 | 75,0 | 12,5  | 12,5 | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 70,0 | 20,0 | 10,0 | 0      | 13,4 | 60,9 | 21,7 | 69,6 | 30,4  | 0    | 0   | 95,6  | 4,4 | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 54,2 | 12,5 | 33,3 | 0      | 17,4 | 65,6 | 13,0 | 60,9 | 34,8  | 4,3  | 4,4 | 95,6  | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 66,7 | 20,8 | 12,5 | 0      | 13,0 | 47,8 | 39,1 | 60,9 | 30,4  | 8,7  | 0   | 100,0 | 0   | 0     | 95,6  | 4,4  | 0 | 95,6  | 4,4   |  |  |  |  |
|           | 0      | 0   | 73,9 | 13,0 | 8,8  | 4,3    | 4,4  | 60,9 | 34,7 | 72,7 | 18,2  | 9,1  | 4,4 | 95,6  | 0   | 0     | 100,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0     |  |  |  |  |

Tab. 1: Allelhäufigkeiten der untersuchten Provenienzen aufgeteilt in sechs Stichproben je Herkunft.

Fortsetzung Tab. 1.

|            |     |     |      |      |      |     |      |      |      |      |      |      |   |       |   |     |       |      |
|------------|-----|-----|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|---|-------|---|-----|-------|------|
| Zabreh     | 0   | 0   | 57,7 | 19,2 | 19,2 | 3,9 | 15,4 | 69,2 | 15,4 | 85,2 | 14,8 | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 81,5  | 18,5 |
|            | 0   | 0   | 65,3 | 15,4 | 15,4 | 3,8 | 16,0 | 68,0 | 16,0 | 80,8 | 15,4 | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 88,5  | 11,5 |
|            | 0   | 0   | 57,7 | 23,2 | 15,3 | 3,8 | 16,0 | 64,0 | 20,0 | 73,1 | 23,1 | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 84,6  | 15,4 |
|            | 0   | 0   | 73,1 | 15,4 | 11,5 | 0   | 12,0 | 64,0 | 24,0 | 73,1 | 23,1 | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 92,3  | 7,7  |
|            | 0   | 0   | 68,0 | 16,0 | 12,0 | 4,0 | 20,0 | 64,0 | 16,0 | 80,8 | 15,4 | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 76,9  | 23,1 |
|            | 0   | 0   | 50,0 | 16,7 | 29,2 | 4,1 | 12,0 | 72,0 | 16,0 | 73,1 | 26,9 | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 84,6  | 15,4 |
| Smokovce   | 0   | 0   | 53,3 | 33,3 | 13,4 | 0   | 16,7 | 60,0 | 23,3 | 80,0 | 13,3 | 6,7  | 0 | 100,0 | 0 | 3,3 | 86,7  | 10,0 |
|            | 0   | 3,3 | 46,7 | 26,7 | 23,3 | 0   | 10,0 | 53,3 | 36,6 | 83,3 | 10,0 | 6,7  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 93,3  | 6,7  |
|            | 0   | 0   | 53,3 | 26,7 | 20,0 | 0   | 13,3 | 60,0 | 26,7 | 76,7 | 13,3 | 10,0 | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 86,7  | 13,3 |
|            | 3,3 | 6,7 | 53,3 | 16,7 | 20,0 | 0   | 16,7 | 53,3 | 30,0 | 83,3 | 16,7 | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 96,7  | 3,3  |
|            | 3,3 | 3,3 | 50,0 | 23,3 | 20,0 | 0   | 13,3 | 70,0 | 16,7 | 76,7 | 13,3 | 10,0 | 0 | 100,0 | 0 | 3,3 | 86,7  | 10,0 |
|            | 3,3 | 6,7 | 50,0 | 20,0 | 20,0 | 0   | 10,0 | 70,0 | 20,0 | 76,7 | 16,7 | 6,6  | 0 | 100,0 | 0 | 3,3 | 80,0  | 16,7 |
| Přitsch I  | 0   | 0   | 65,4 | 23,1 | 11,5 | 0   | 26,9 | 26,9 | 46,2 | 92,4 | 3,8  | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 0   | 0   | 69,2 | 11,5 | 19,3 | 0   | 19,2 | 38,5 | 42,3 | 92,4 | 3,8  | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 0   | 0   | 57,7 | 15,5 | 30,8 | 0   | 34,9 | 30,8 | 34,6 | 96,2 | 3,8  | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 0   | 0   | 57,7 | 15,4 | 26,9 | 0   | 26,9 | 34,6 | 38,5 | 88,8 | 7,7  | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 0   | 0   | 65,4 | 7,7  | 26,9 | 0   | 26,9 | 46,2 | 26,9 | 88,5 | 3,8  | 7,7  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 0   | 0   | 41,4 | 11,8 | 26,9 | 0   | 30,8 | 30,8 | 38,4 | 96,2 | 0    | 3,8  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
| Přitsch II | 1,0 | 0   | 43,3 | 20,0 | 36,7 | 0   | 23,3 | 36,7 | 40,0 | 93,3 | 6,6  | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 1,0 | 0   | 56,7 | 23,3 | 20,0 | 0   | 13,3 | 46,7 | 40,0 | 83,3 | 13,3 | 3,4  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 1,0 | 0   | 36,7 | 16,7 | 46,6 | 0   | 20,0 | 36,7 | 43,3 | 86,7 | 13,3 | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 1,0 | 0   | 43,3 | 16,7 | 19,3 | 0   | 20,0 | 46,7 | 33,3 | 90,0 | 10,0 | 0    | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 1,0 | 0   | 33,3 | 23,3 | 43,4 | 0   | 20,0 | 40,0 | 40,0 | 80,0 | 16,7 | 3,3  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |
|            | 1,0 | 0   | 61,5 | 20,7 | 37,9 | 0   | 20,7 | 31,0 | 48,3 | 82,8 | 13,8 | 3,4  | 0 | 100,0 | 0 | 0   | 100,0 | 0    |

Fortsetzung Tab. 1.

|            |   |        |      |      |      |      |        |      |      |      |      |         |         |         |         |
|------------|---|--------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|---------|---------|---------|---------|
| Cavalese   | 0 | 0 40,0 | 32,0 | 24,0 | 4,0  | 0    | 0 48,0 | 52,0 | 92,0 | 0    | 8,0  | 84,0    | 8,0     | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 56,0 | 16,0 | 28,0 | 0    | 0    | 8,0    | 28,0 | 68,0 | 76,0 | 12,0 | 12,0    | 0 95,8  | 4,2     | 0 95,8  |
|            | 0 | 0 60,0 | 16,0 | 24,0 | 0    | 0    | 12,0   | 40,0 | 48,0 | 80,0 | 8,0  | 12,0    | 4,2     | 87,5    | 8,3     |
|            | 0 | 0 62,5 | 20,8 | 16,7 | 0    | 0    | 8,3    | 50,0 | 41,7 | 87,5 | 8,3  | 4,2     | 4,4     | 91,3    | 4,3     |
|            | 0 | 0 50,0 | 16,7 | 25,2 | 4,1  | 4,2  | 54,2   | 41,6 | 87,5 | 8,3  | 4,2  | 0 95,6  | 4,4     | 0 100,0 | 0       |
| Vintschgau | 0 | 0 40,9 | 22,7 | 31,8 | 4,6  | 4,5  | 44,5   | 50,0 | 81,8 | 9,1  | 9,1  | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 75,0 | 0    | 25,0 | 0    | 0    | 58,3   | 41,2 | 62,5 | 16,7 | 20,8 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 4,2    | 66,6 | 0    | 29,2 | 0    | 16,7   | 20,8 | 62,5 | 83,3 | 4,2  | 12,5    | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 |
|            | 0 | 0 54,2 | 8,3  | 37,5 | 0    | 0    | 16,7   | 37,5 | 45,8 | 70,8 | 8,3  | 20,8    | 0 95,8  | 4,2     | 0 100,0 |
|            | 0 | 0 50,0 | 8,3  | 41,2 | 0    | 0    | 12,5   | 50,0 | 37,5 | 54,2 | 25,0 | 20,8    | 4,2     | 98,5    | 4,2     |
| Embrun     | 0 | 0 83,3 | 4,2  | 12,5 | 0    | 0    | 16,7   | 45,8 | 37,5 | 54,2 | 25,0 | 20,8    | 4,2     | 95,8    | 0       |
|            | 0 | 0 79,2 | 4,2  | 16,7 | 0    | 4,2  | 54,2   | 41,2 | 50,0 | 29,2 | 20,8 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 75,0 | 14,3 | 10,7 | 0    | 33,3 | 37,1   | 29,6 | 57,1 | 10,7 | 32,2 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 57,1 | 17,8 | 25,0 | 0    | 29,6 | 33,3   | 37,1 | 50,0 | 25,0 | 25,0 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 71,4 | 17,8 | 10,7 | 0    | 29,6 | 40,7   | 29,6 | 60,7 | 25,0 | 14,0 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
| Ostalpen   | 0 | 0 64,3 | 14,3 | 21,4 | 0    | 29,6 | 48,1   | 22,2 | 46,4 | 28,6 | 25,0 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 60,7 | 17,8 | 21,4 | 0    | 40,7 | 37,1   | 22,2 | 50,0 | 17,8 | 32,2 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 57,2 | 21,4 | 21,4 | 0    | 25,9 | 37,0   | 37,1 | 39,3 | 14,3 | 46,4 | 0 100,0 | 0       | 0 100,0 | 0       |
|            | 0 | 0 52,7 | 18,6 | 28,7 | 0    | 0    | 50,0   | 50,0 | 68,2 | 13,2 | 18,6 | 6,0     | 92,0    | 2,0     | 0 100,0 |
|            | 0 | 4,6    | 49,1 | 27,9 | 18,4 | 0    | 15,0   | 51,6 | 33,4 | 74,3 | 7,1  | 18,6    | 8,0     | 88,0    | 4,0     |
|            | 0 | 2,3    | 51,8 | 9,3  | 36,6 | 0    | 7,2    | 42,8 | 50,0 | 67,2 | 10,4 | 22,4    | 12,0    | 88,0    | 0       |
|            | 0 | 2,3    | 51,5 | 18,6 | 27,9 | 0    | 12,6   | 43,8 | 43,6 | 80,9 | 9,1  | 10,0    | 0 92,0  | 8,0     | 0 100,0 |
|            | 0 | 4,6    | 48,9 | 21,6 | 24,9 | 0    | 12,5   | 56,3 | 31,2 | 79,8 | 5,2  | 15,0    | 6,0     | 90,0    | 4,0     |
|            | 0 | 0 53,5 | 15,6 | 30,9 | 0    | 12,5 | 37,5   | 50,0 | 65,8 | 9,6  | 24,6 | 4,0     | 90,0    | 6,0     | 0 100,0 |
|            | 0 | 0 53,5 | 15,6 | 30,9 | 0    | 12,5 | 37,5   | 50,0 | 65,8 | 9,6  | 24,6 | 4,0     | 90,0    | 6,0     | 0 100,0 |

## Danksagung

Herrn Prof. Dr. Peter Schütt verdanke ich die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas. Ich danke ihm für das mir entgegengebrachte Vertrauen und die große Freiheit, die er mir bei der Durchführung der Untersuchungen einräumte sowie für die stets wohlwollende Förderung meiner Arbeit.

Dr. G. Aas gilt mein Dank für die vielen kritischen Diskussionen und die Hinweise zur Elektrophorese. Bedanken möchte ich mich weiterhin bei Dr. K.-J. Lang für die Unterstützung bei der Gaschromatographie sowie Dr. H. Pretsch für die Hilfe bei statistischen Problemen. Ebenso danke ich Dr. H.-J. Schuck, R. Ogiermann, M. Dotzler und S. Rieger für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie bei Frau R. Vogtmann bei der Erstellung von Zeichnungen. Frau M. Baur und Frau A. Hoffrichter bin ich zu Dank für die Schreibarbeiten verpflichtet. Für die Unterstützung beim Textverarbeitungssystem WORD danke ich P. Mack und Dr. H. Schill. Allen studentischen Hilfskräften sei für die tatkräftige Unterstützung bei Außen- und Laborarbeiten gedankt; Besonderer Dank gilt dabei den Zapfenpflückern M. Riese, L. Schindler und S. Wiebe für die gefährvolle Betätigung des Baumsteigens.

Zu Dank bin ich auch Prof. Dr. A. v. Schönborn, Dr. J. Sindelar und A. Marcek verpflichtet, die mir freundlicherweise die Beerntung von Lärchen in Provenienzversuchen und in autochthonen Beständen gestatteten. Ebenso gilt mein Dank Herrn J. Machanicek von der tschechischen Versuchsstation für Forstwirtschaft und Jagdwesen, Herrn Dr. K. Holzer von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt in Wien und Herrn A. Burkart von der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf für die Überlassung von Lärchensaatgut.

Nicht zuletzt möchte ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung der Arbeit danken.



## Lebenslauf

Am 17.4.1958 wurde ich in Mühldorf/Inn als zweites Kind des Bundesbahnbeamten Josef Maier und seiner Ehefrau Maria Maier, geb. Birnkammer, geboren.

Nach der Grundschule besuchte ich von 1968 bis 1977 das Rupertigymnasium in Mühldorf und legte dort die Reifeprüfung ab. Von Juli 1977 bis September 1978 leistete ich in der Prinz-Eugen-Kaserne in Traunstein den Grundwehrdienst.

Im WS 1978/79 nahm ich an der Universität München das Studium der Forstwissenschaften auf, das ich im Dezember 1983 mit dem Diplom abschloß. Von Januar 1984 bis Oktober 1985 war ich als wiss. Mitarbeiter am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Universität München beschäftigt. Seit August 1986 bin ich am Lehrstuhl für Forstbotanik tätig.





